

DÉRIVE DES LARVES DE STOMATOPODES DE L'EST DE L'OCÉAN INDIEN

par A. MICHEL*

RÉSUMÉ

Les larves de Stomatopodes recueillies d'août 1962 à août 1963 au moyen d'un chalut pélagique Isaacs Kidd de 5 pieds sur une radiale le long du 110°E, de 9°S à 32°S, se répartissent en deux groupes principaux rattachés l'un aux Iles de la Sonde situées à l'est de la radiale, l'autre à la côte australienne.

Les larves ont été séparées en espèces qui appartiennent pour la plupart aux genres, Pseudosquilla, Lysiosquilla et Squilla.

Six espèces se trouvent uniquement dans le nord de la radiale, deux uniquement dans le sud, 8 sont ambivalentes.

L'aire de dissémination est très étendue et va jusqu'à 600 milles de toute côte. La distribution est en relation très étroite avec les courants océaniques de surface.

Les espèces situées au nord semblent avoir une période de reproduction quasi continue alors que celles situées au sud pourraient n'avoir qu'une seule période de reproduction annuelle.

Les mues semblent ne plus se faire normalement quand les larves s'éloignent trop des côtes.

SUMMARY

1. *The plankton collections made with a 5-foot Isaacs-Kidd midwater trawl from the east Indian Ocean along the 110th meridian from 9°S to 32°S during august 1962 to august 1963 were analysed for the Stomatopod larvae. Out of 93 trawl examined, 83 contained larvae which totalled 793. The maximum number per station reaches only 54.*

2. *The great majority of the larvae were of an advanced stage of development because the closest stations are at 120 miles off the coast.*

* Océanographe-biologiste, Centre O.R.S.T.O.M. de Nouméa (Nouvelle-Calédonie).

3. Larvae of *Lysiosquilla*, *Pseudosquilla* and *Squilla* formed the bulk of the catches and were arranged in species according to their external characters as the spinulation of carapace, the form of telson uropods and raptorial claw, and the stages of development. 18 species have been separated.

4. The distribution in number (map n° 1) shows two maxima, one in the north of the radial and the other in the south. This distribution is closely related to the seasonal variation of the surface currents.

5. Maps of species distribution (map n° 2 to 10) lead to concluded at the existence of two groups, one coming from the coast of Java and the other from the australian coasts.

6. Six species only have been found in the north, two only in the south and ten in both areas.

7. Map of stage distribution (map n° 11) shows a great difference in the two groups: one period of reproduction off the australian coast and a continuous reproduction in the north.

8. There is an indication of unusual larval planktonic cycle of the larvae in the open sea.

9. The wide area of distribution, some larvae reaching 600 miles off the coast, is due to the long planktonic life and is suborned to the ocean currents.

1. INTRODUCTION

Les larves de Stomatopodes forment une partie non négligeable du plancton des eaux chaudes du globe et se retrouvent dans les contenus stomacaux de thons pélagiques. On les trouve parfois jusqu'à 600 milles de toute côte et outre leur intérêt dans la chaîne alimentaire l'étude de leur distribution peut donner des indications sur les mouvements d'eaux superficielles des régions étudiées.

2. MÉTHODES DE RÉCOLTES

Un grand nombre de larves ont été récoltées au cours de six croisières saisonnières effectuées d'août 1962 à août 1963 par les frégates australiennes « Gascoyne » et « Diamantina » dans le cadre des travaux entrepris par la division d'Océanographie du C.S.I.R.O. lors des études internationales de l'océan Indien.

A la suite d'un accord avec le C.S.I.R.O. un membre du personnel du laboratoire océanographique du Centre O.R.S.T.O.M. de Nouméa avait pris place à bord à chaque croisière et s'occupait de la récolte du matériel au moyen d'un chalut pélagique Isaacs-Kidd cinq pieds avec un cul de maille 0.0.0. L'interprétation des résultats était entièrement à la charge du laboratoire de Nouméa.

Chaque croisière comprenait un aller-retour sur une radiale le long du 110° méridien E. depuis 9°30 S. jusqu'à 32° S. (fig. n° 1).

Tous les soirs vers 21 h il était procédé à un trait oblique jusqu'à une profondeur de 200 mètres ; la durée du trait variait de 60 minutes à 90 minutes, la moyenne se situant autour de 80 minutes ; la vitesse de traction était de l'ordre de deux nœuds une tension constante étant recherchée (1).

Les stations ont été répétées à chaque croisière aux mêmes endroits de façon à pouvoir mettre en évidence les cycles saisonniers éventuels. Malheureusement il n'y a pas eu d'observations du 11 novembre 1962 au 18 janvier 1963 et le recouvrement du mois d'août 1962 par le mois

(1) Cf. C.S.I.R.O. Aust. Oceanogr. Cruise Rep. n° 21 à 25.

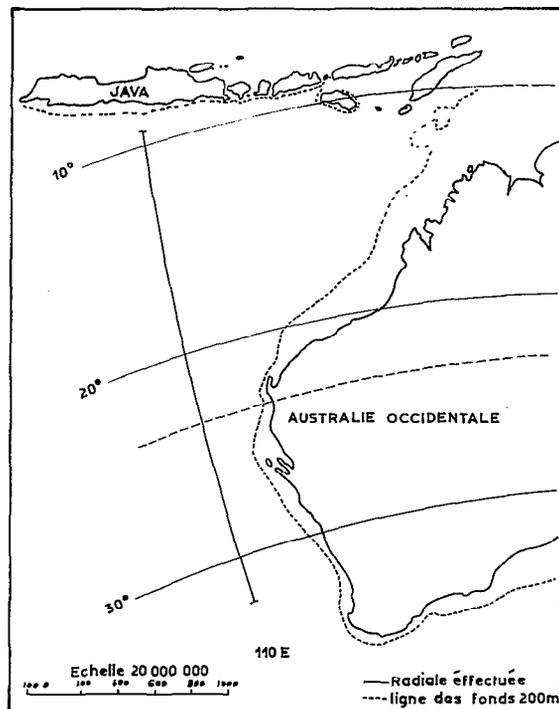


Fig. 1. — Itinéraire exploré par les soins du C.S.I.R.O.

TABLEAU 1. — Sommaire des opérations

| | Date des croisières | nombre de stations | Personnel O.R.S.T.O.M. embarqué |
|-------------|---|--------------------|------------------------------------|
| G4 1962 | A 19/8/62 au 28/8/62 R 8/9/62 au 15/9/62 | 9 7 | M. LEGAND |
| D4 1962 | A 16/10/62 au 25/10/62 R 4/11/62 au 11/11/62 | 9 6 | M. WAUTHY |
| G1 1963 | A 18/1/63 au 28/1/63 R 8/2/63 au 15/2/63 | 7 7 | M. MAGNIER |
| Dm1 1963 | A 30/3/63 au 7/4/63 R 19/4/63 au 26/4/63 | 9 8 | M. FAGET |
| Dm2 1963 | A 9/5/63 au 15/5/63 R 26/5/63 au 1/6/63 | 7 7 | M. DESROSIÈRES |
| Dm3 1963 | A 11/7/63 au 18/7/63 R 3/8/63 au 9/8/63 | 8 7 | M. FAGET |

d'août 1963 n'est pas suffisant pour que l'ensemble du cycle soit couvert avec certitude. L'idéal aurait été de pouvoir travailler d'une manière continue pendant 15 mois.

Le matériel récolté a été trié en différents groupes et conservé dans le formol neutralisé à 10 %. Les échantillons faisant l'objet de cette étude sont gardés au laboratoire d'Océanographie de l'O.R.S.T.O.M. à Nouméa.

3. MÉTHODES D'ÉTUDES AU LABORATOIRE

3.1. — Position de la systématique des larves.

Les Stomatopodes sont des Crustacés Malacostracés de la sous-classe des Hoplocarides. Animaux benthiques ils vivent pour la plupart dans des eaux très peu profondes. Quelques spécimens ont été cependant signalés à des profondeurs supérieures à 100 m (1).

Leur habitat se situe dans des galeries creusées dans le sable et la vase ou dans les anfractuosités des récifs de coraux. Ce sont des prédateurs carnivores extrêmement voraces et agiles.

Leur capture est délicate car ils sortent rarement de leur trou et s'y terrent à la moindre alerte. Les parents déposent les œufs au fond de la galerie et il en éclot des larves complètement différentes de la forme adulte. Ces larves vont avoir une vie planctonique très importante avec passage par de nombreux stades ce qui explique leur capture à de grandes distances de la côte et leur dissémination sur des aires étendues. Il a toujours été difficile de relier les larves aux adultes et FOXON note en 1939 que sur 200 espèces connues la correspondance était établie avec certitude pour une dizaine seulement. Les caractères adultes apparaissent tardivement il s'avère donc nécessaire de faire des élevages depuis l'œuf jusqu'au stade post-larvaire ; cet élevage se heurte à deux obstacles : la difficulté de se procurer les œufs et surtout la fragilité des jeunes stades. Il est plus facile de faire muer les stades pélagiques récoltés dans le plancton. Cette méthode employée par ALIKUNHI (2) a permis de relier aux adultes 18 espèces larvaires provenant du Golfe de Bengale. Il ne fait aucun doute que ceci soit la seule voie valable de raccordement car les corrélations employées précédemment telles que les critères de l'abondance relative des larves et des adultes en un lieu sont très sujettes à caution. La difficulté de capture ne permet pas d'établir une liste exhaustive des adultes d'une région et d'estimer leur fréquence. D'autre part, la dissémination importante des larves risque d'entraîner des erreurs grossières.

La systématique était au départ très embrouillée ; les premiers auteurs à avoir travaillé sur ces larves : CLAUSS (1871), BROOKS (1886), HANSEN (1895), GIESBRECHT (1910) leur avaient donné des noms ne correspondant pas à ceux des adultes. D'après les travaux plus récents de FOXON (1932-1939), GURNEY (1937-1946), ALIKUNHI (1951), TOWNSLEY (1953), on peut déterminer les genres correspondants aux adultes, la reconnaissance spécifique étant toujours difficile dans la plupart des cas.

3.2. — Conditions de dépouillement des résultats.

Le but de cette étude n'est pas d'améliorer nos connaissances en systématique mais de tenter un essai sur la distribution en fonction de l'éloignement des côtes, de la période de l'année et d'apporter quelques éclaircissements sur le cycle larvaire pélagique. ALIKUNHI (3) note que des caractères considérés par ailleurs comme ayant une signification spécifique faible sont des plus utiles pour distinguer les larves de Stomatopodes, car ils sont remarquablement constants

(1) Cf. TOWNSLEY, J. S., 1953.

(2) Cf. ALIKUNHI, K. H. (1951-1958).

(3) ALIKUNHI, K. H., 1951.

à l'intérieur d'une espèce. Aussi les larves recueillies au cours des différentes croisières ont été rapportées à leur genre et divisées en espèces d'après les caractères suivants :

- même forme de la carapèce.
- même spinulation du bord marginal.
- même forme et spinulation de la pince prédatrice.
- même forme et spinulation du telson et des uropodes
- mêmes stades de développement suivant la taille.

Les larves n'ont reçu un nom que lorsque leurs adultes étaient connus ; sinon elles ont reçu les dénominations A, B, C, etc. Il a semblé utile de donner pour chaque espèce des schémas de leurs caractéristiques principales même pour celles identifiées. Tous les spécimens examinés ont en commun un ensemble de caractères qu'il ne faut pas perdre de vue dans la suite de cette étude : nous avons uniquement des stades pélagiques et, toutes les stations étant au minimum à 120 milles de la côte, assez évoluées. Il n'était pas question de trouver les premiers stades *Antizoa* ou *Pseudozoa* qui constituent des phases plus ou moins propélagiques et ne se prennent qu'au voisinage immédiat de la côte.

Dans chaque espèce on a pu reconnaître un nombre important de stades propres à cette période de vie pélagique. Ces stades se caractérisent par des tailles différentes et le développement progressif des appendices thoraciques 3 à 8 et des uropodes.

TABLEAU 2. — Nombre de larves par espèces

| | | | |
|--|-----|----------------------------|----|
| <i>Pseudosquilla ciliata</i> | 73 | <i>Squilla alba</i> | 19 |
| <i>Pseudosquilla oculata</i> | 23 | <i>Squilla sp. A</i> | 71 |
| <i>Pseudosquilla sp. A</i> | 81 | <i>Squilla sp. B</i> | 53 |
| <i>Lysiosquilla sulcirostris</i> | 214 | <i>Squilla sp. C</i> | 12 |
| <i>Lysiosquilla sp. A</i> | 9 | <i>Squilla sp. D</i> | 28 |
| <i>Odondactylus sp. A</i> | 7 | <i>Squilla sp. E</i> | 8 |
| <i>Squilla holoschista</i> | 46 | <i>Squilla sp. F</i> | 13 |
| <i>Squilla woodmasoni</i> | 41 | <i>Squilla sp. G</i> | 8 |
| <i>Squilla raphidea</i> | 12 | Non séparés..... | 75 |

Le nombre de larves récoltées s'élève à 793 parmi lesquelles 703 ont pu être séparées au niveau de l'espèce. Elles représentent 1,2 % du poids sec moyen récolté par station et 5 % de la biomasse des crustacés.

4. DESCRIPTION SCHEMATIQUE DES ESPÈCES RENCONTRÉES

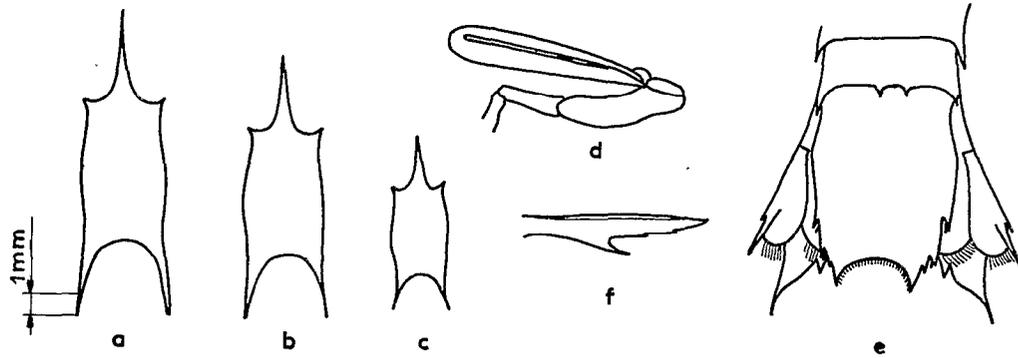
Les larves de Stomatopodes trouvées se présentent sous forme d'organismes transparents et possèdent : une carapace larvaire — un thorax avec cinq segments antérieurs réduits et trois postérieurs libres — les appendices thoraciques 1 et 2 bien formés, le deuxième étant la pince prédatrice — les appendices thoraciques 3 à 8 plus ou moins développés suivant les stades, les 3 à 5 finissent leur évolution en pince tandis que les 6 à 8 sont biramés sans pince terminale — un abdomen avec six segments dont les cinq premiers portent des pléopodes biramés avec branchies sur les exopodites, le sixième segment porte les uropodes qui forment avec le telson un organe natatoire important.

Pour la plupart, les larves trouvées appartiennent aux genres *Pseudosquilla*, *Squilla* et *Lysiosquilla*. Les tailles ont été prises depuis la base du telson jusqu'à la base du rostre.

4.1. — Genre *Pseudosquilla*.

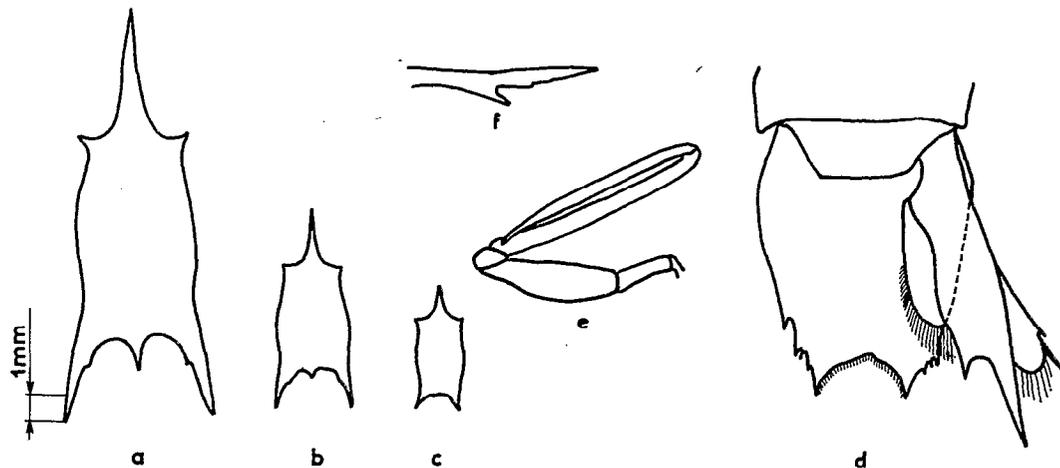
Il est représenté par trois espèces.

— *Pseudosquilla ciliata* (Fabricius) (pl. IA). 65 larves dont la taille varie de 10 mm à 24 mm, représentant 7 stades.



Pl. I. A. — *Pseudosquilla ciliata*. — a. b. c. Carapace à différents stades. — d. pince prédatrice. — e. telson. — f. rostre.

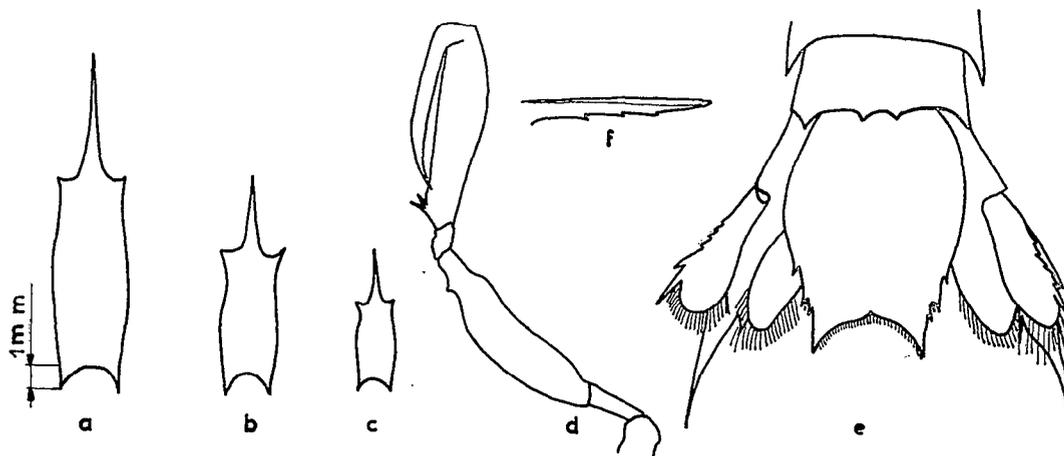
— *Pseudosquilla oculata* (Brullé) (pl. IB). Cette espèce est très voisine de la précédente et s'en distingue par une épine située au milieu du bord postérieur de la carapace. Cette épine ne peut être confondue avec l'épine zoale que l'on peut rencontrer chez *Pseudosquilla ciliata* car elle est parallèle aux épines postérieures. La base du telson porte toujours un cran qui est absent chez *Pseudosquilla ciliata*. 23 larves dont la taille varie de 9 à 30 mm, représentant 7 stades.



Pl. I. B. — *Pseudosquilla oculata*. — a. b. c. Carapace à différents stades. — d. telson. — e. pince prédatrice. — f. rostre.

— *Pseudosquilla* sp. C (pl. IC). Cette espèce est très distincte des précédentes, sa forme est beaucoup plus élancée et sa carapace a des épines postérieures très courtes. 81 larves dont la taille varie de 14 à 34 mm, représentant 7 stades.

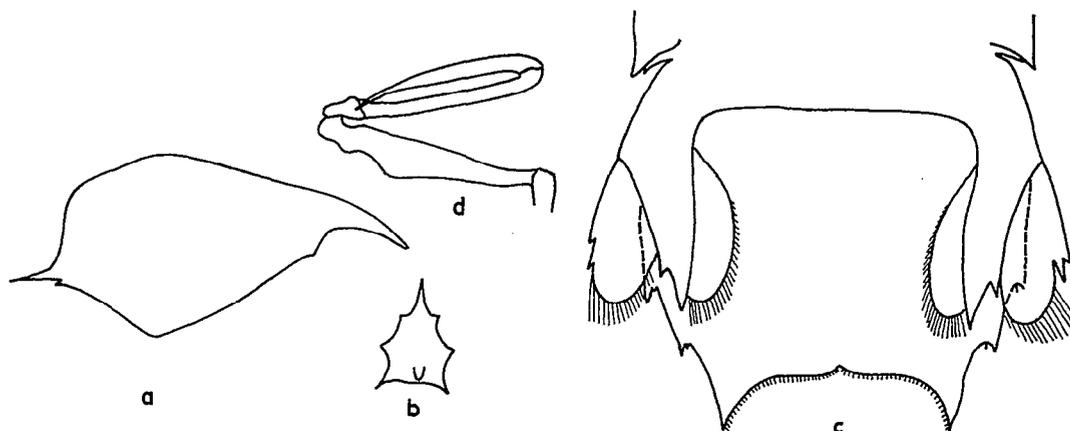
Pour ces trois espèces on voit dans les formes les plus grandes apparaître la morphologie des post-larves à travers la chitine du telson et des uropodes.



Pl. I. C. — *Pseudosquilla* sp. A. — a. b. c. Carapace à différents stades. — d. telson. — e. pince prédatrice. — f. rostre.

4.2. — Genre *Lysiosquilla*.

— *Lysiosquilla sulcirostris* (Kemp) (pl. II A). C'est l'espèce la plus abondante puisqu'elle comprend 214 spécimens dont la taille varie de 9 à 34 mm, représentant 7 stades. Les stades âgés correspondent parfaitement à la description donnée par ALIKUNHI (1) : rostre long — présence d'épines antéro-latérales — expansions latérales de la carapace non terminées en épines — espace submédian du telson très large.



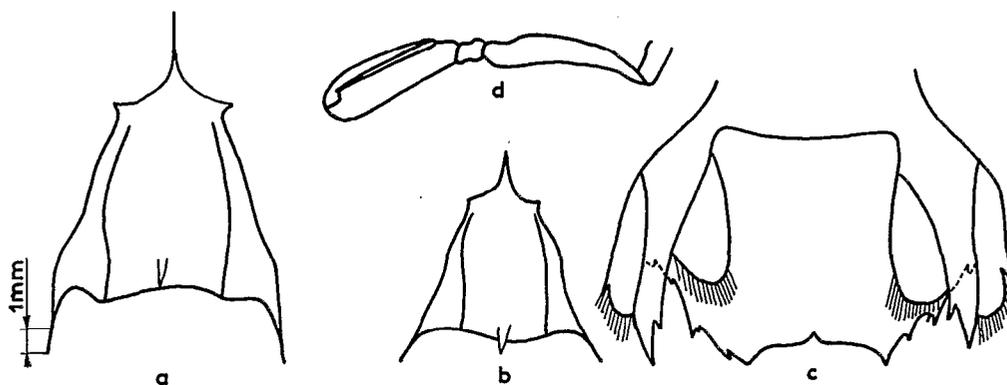
Pl. II. A. — *Lysiosquilla sulcirostris*. — a. Carapace vue de profil. — c. telson. — d. pince prédatrice.

(1) ALIKUNHI, K. H., 1951.

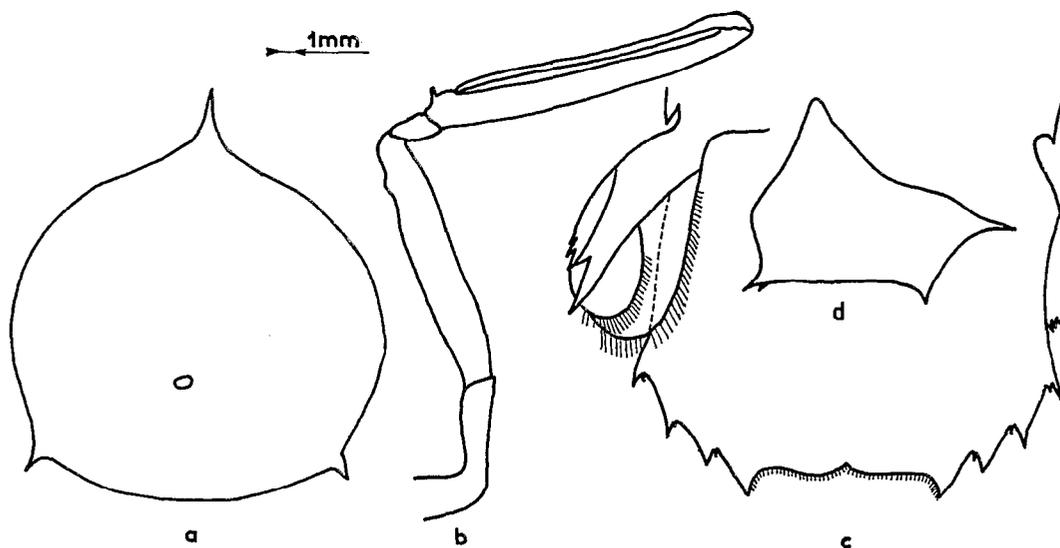
On a noté pour les plus jeunes stades la présence d'une épine zoale et la terminaison en épines des expansions latérales de la carapace.

— *Lysiosquilla* sp. A (pl. II B). Cette espèce est peu importante ne comportant que 9 spécimens de 10 à 14 mm représentant 3 stades différents.

Cinq autres espèces de *Lysiosquilla* ont été trouvées mais ne comprenaient qu'un à deux spécimens. Seule l'espèce *Lysiosquilla* sp. B a été représentée (pl. II C) car sa forme est tout à fait singulière ne correspondant à aucune description.



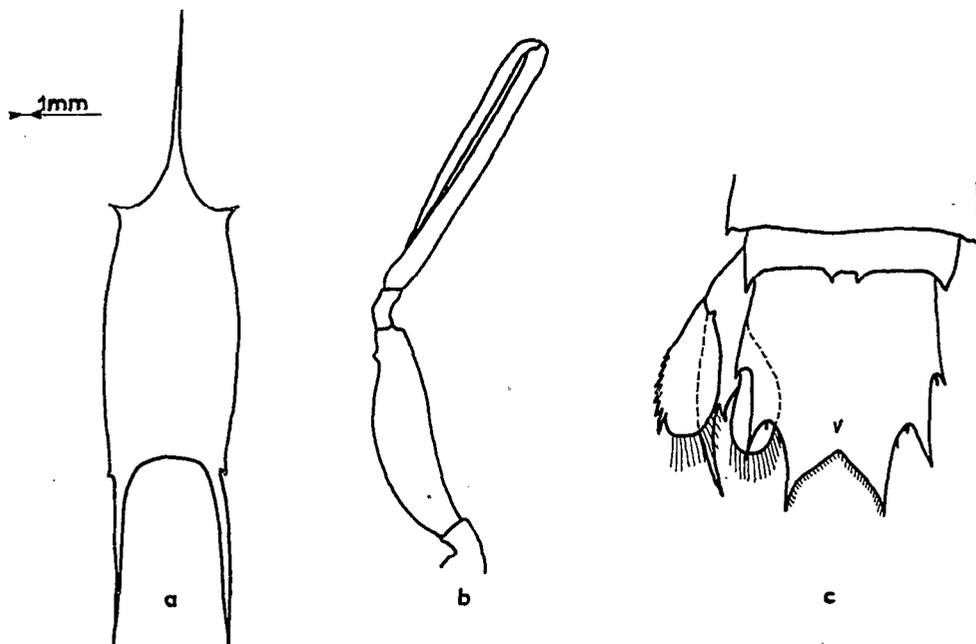
Pl. II. B. — *Lysiosquilla* sp. A. — a. b. Carapace à deux stades différents. — c. telson. — d. pince prédatrice.



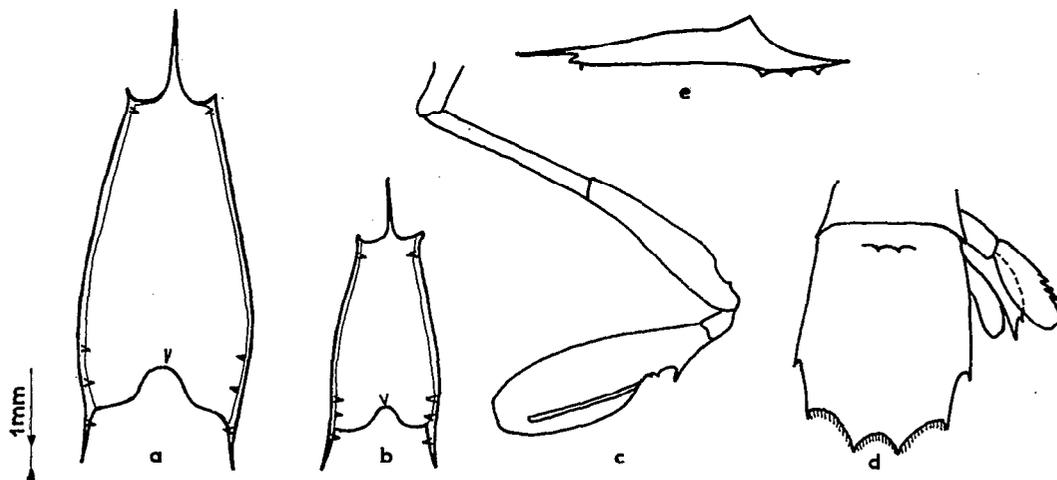
Pl. II. C. — *Lysiosquilla* sp. B. a. carapace. — b. pince prédatrice. — c. telson. — d. carapace vue de profil.

4.3. — Genre *Odondactylus*.

— *Odondactylus* sp. A (pl. III. A). Six larves dont la taille varie de 10 à 20 mm, elles représentent trois stades différents, leur rostre porte 4 épines sur le bord inférieur.



Pl. III. A. — *Odondactylus sp. A.* — a. carapace. — b. pince prédatrice. — c. telson.



Pl. III. B. — *Squilla sp. A.* — a. b. Carapace à deux stades différents. — c. pince prédatrice. — d. telson. — e. carapace vue de profil.

4.4. — Genre *Squilla*.

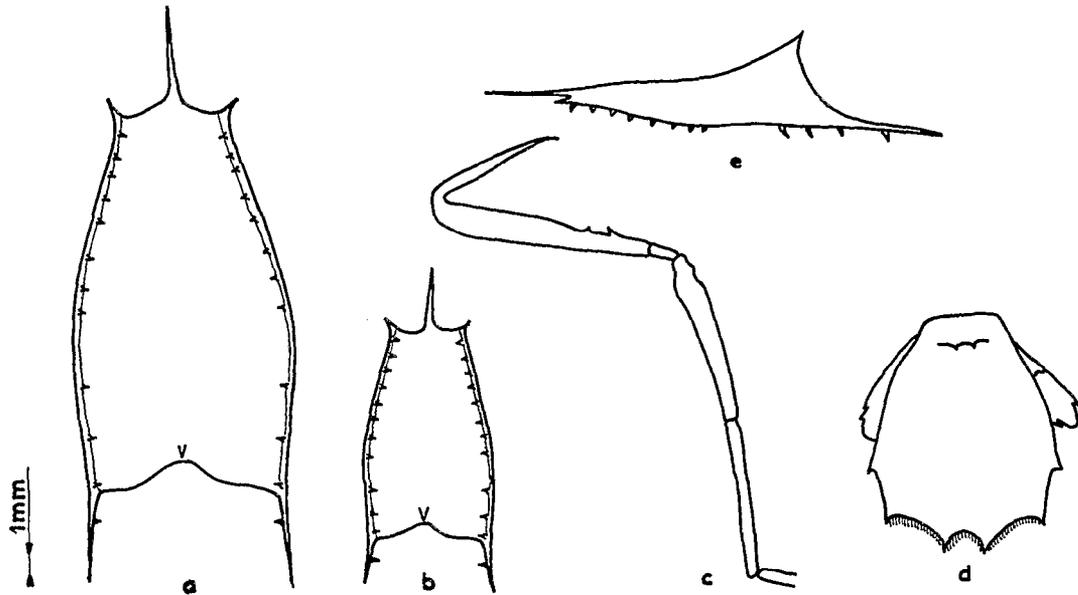
Toutes les larves de ce genre possèdent plus de 4 épines entre l'épine submédiane et la première épine latérale du telson. Elles se divisent en :

— *Squilla holoschista* (Wood-Mason) (pl. IV. A). Ces larves correspondent à la description d'ALIKUNHI (1) : large carapace avec 8+3 spinules ventrales sur le bord latéral plus une spinule sur l'épine postérolatérale.

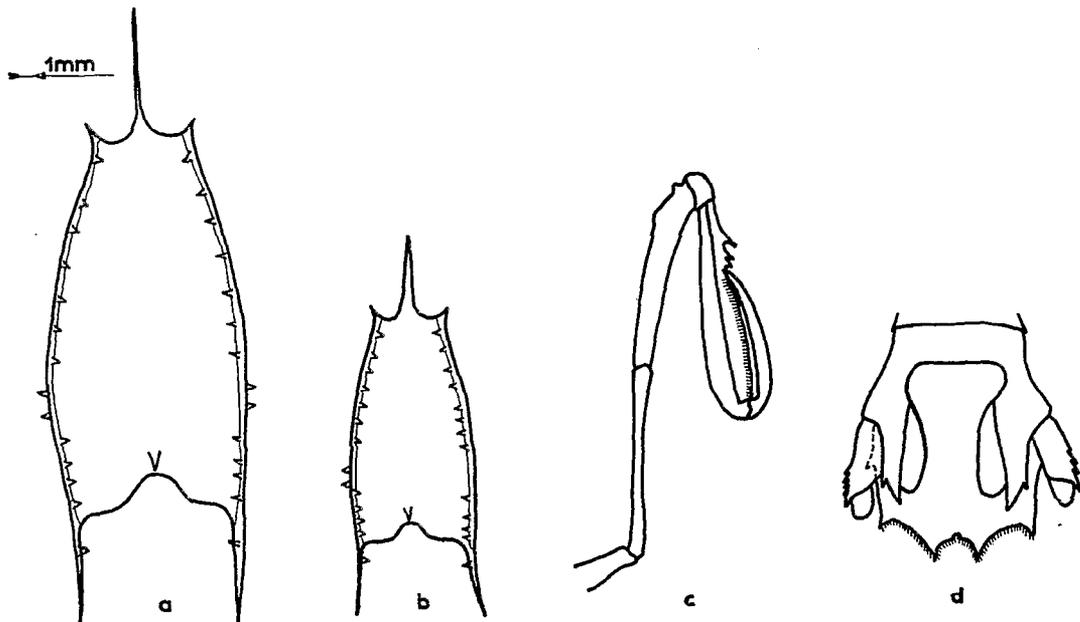
(1) ALIKUNHI, K. H., 1951.

46 spécimens dont la taille varie de 17 à 30 mm représentent 6 stades différents.

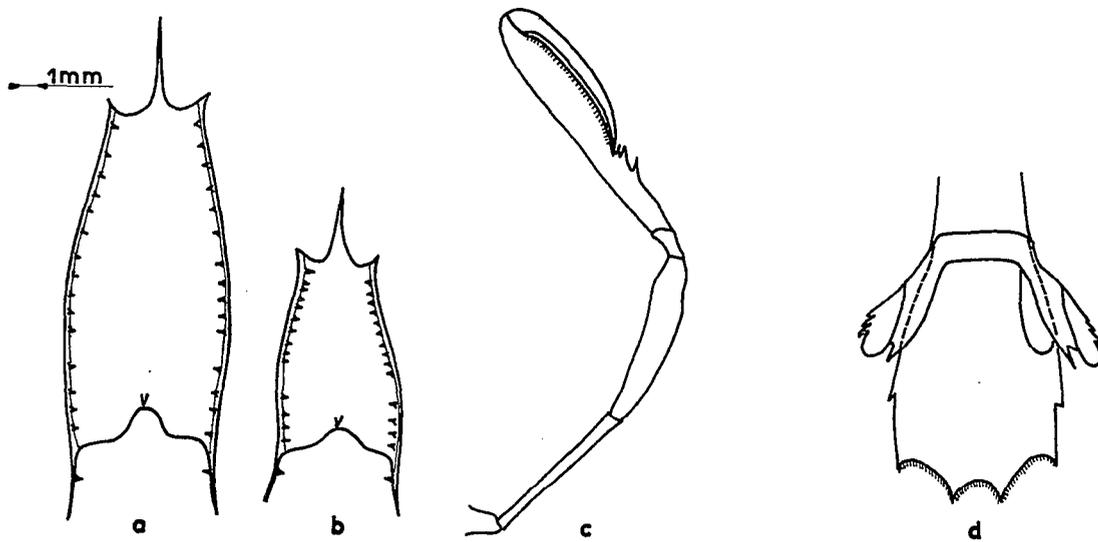
— *Squilla woodmasoni* (Kemp) (pl. V. A). Chez cette espèce la carapace laisse à découvert les deux derniers segments du thorax. La spinulation ventrale est de 12+4 spinules. Le rostre est dépourvu de spinules. 41 spécimens dont la taille varie de 13 à 30 mm représentent six stades différents.



Pl. IV. A. — *Squilla holoschista*. — a. b. Carapace à deux stades différents. — c. pince prédatrice. — d. telson. — e. carapace vue de profil.



Pl. IV. B. — *Squilla sp. B.* — a. b. Carapace à deux stades différents. — c. pince prédatrice. — d. telson.



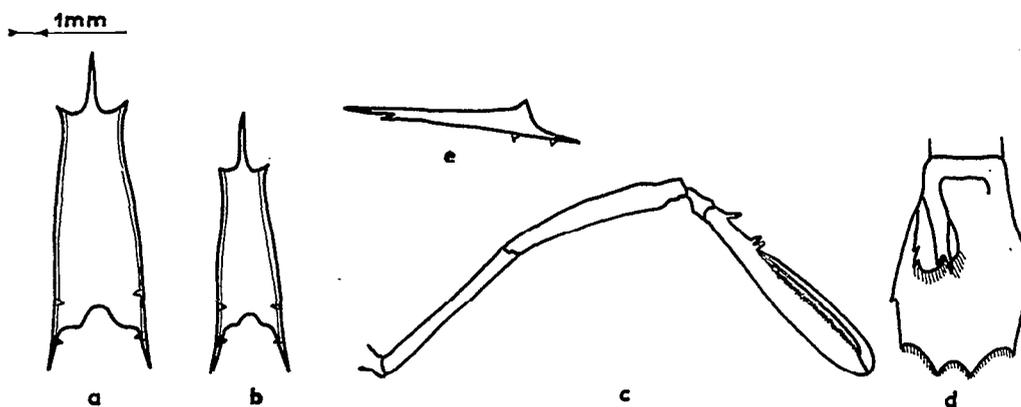
Pl. V. A. — *Squilla woodmasoni*. — a. b. Carapace à deux stades différents. — c. pince prédatrice. — d. telson.

— *Squilla raphidea* (Fabricius) (pl. V. C) (1). 12 spécimens de 7 à 12 mm représentent trois stades différents.

— *Squilla alba* Bigelow (pl. VI. A) (2). 19 spécimens de 19 à 46 mm représentent 6 stades différents.

— *Squilla sp. A* (pl. III. B). Carapace possédant une épine ventrale à la base de l'épine antérolatérale, 2 épines au coin postérolatéral et une épine ventrale au 1/2 de l'épine postérolatérale. 68 spécimens dont la taille varie de 11 à 28 mm représentent 8 stades différents.

— *Squilla sp. B* (pl. IV. B). Ces larves présentent : une carapace assez large avec spinulation très particulière, 9 spinules ventrales puis 2 latérales suivies de 4 ventrales plus une sur l'épine



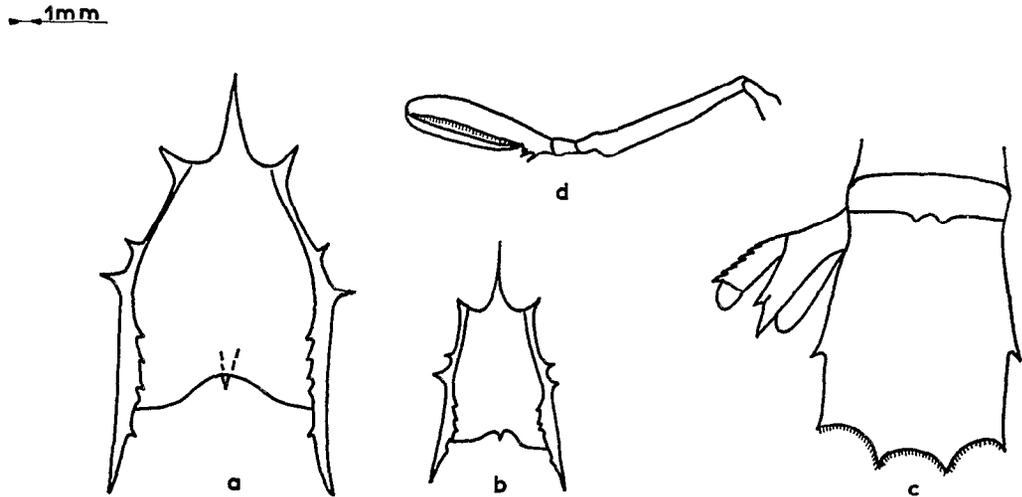
Pl. V. B. — *Squilla sp. C*. — a. b. Carapace à deux stades différents. — c. pince prédatrice. — d. telson. — e. carapace vue de profil.

(1) Cf. ALIKUNHI, K. H., 1951.

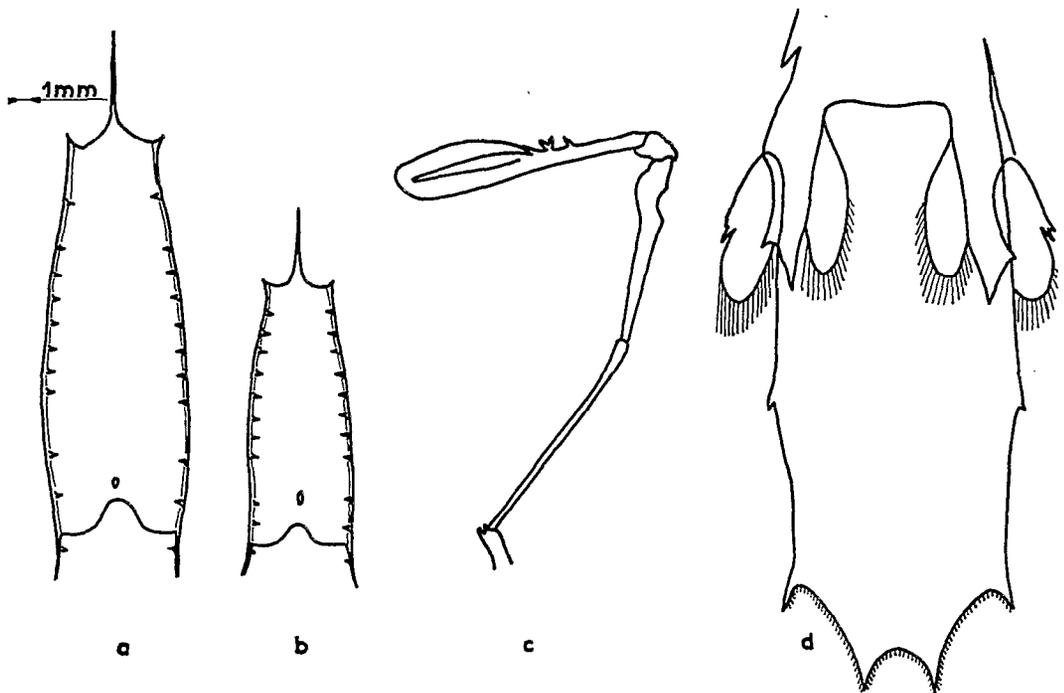
(2) Cf. MANNING, R. B., 1952.

postérolatérale, un rostre sans spinules. La carapace laisse à découvert un et demi segment thoracique. 49 spécimens dont la taille varie de 17 à 27 mm représentent 4 stades différents.

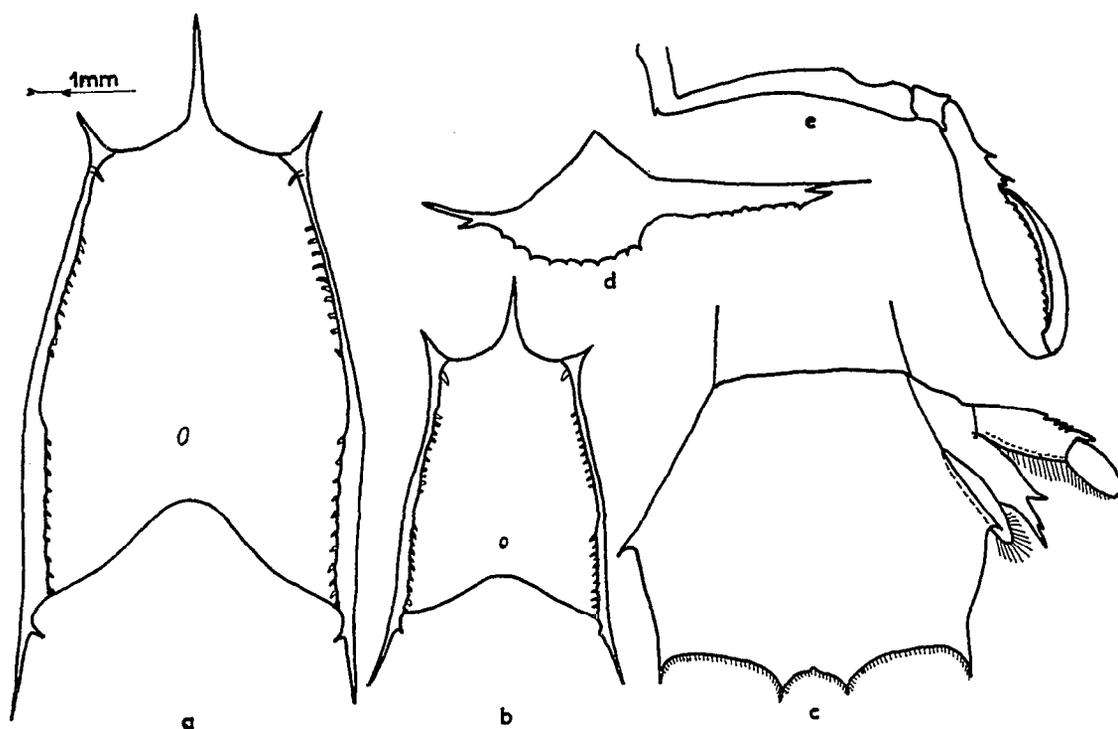
— *Squilla sp. C.* (pl. V. B). Cette espèce possède une carapace étroite avec spinulation très restreinte : 1 seule spinule au coin postérolatéral et une au 1/3 de l'épine postérolatérale. La carapace laisse à découvert les trois derniers segments thoraciques. 12 spécimens dont la taille varie entre 15 et 22 mm représentent 4 stades différents.



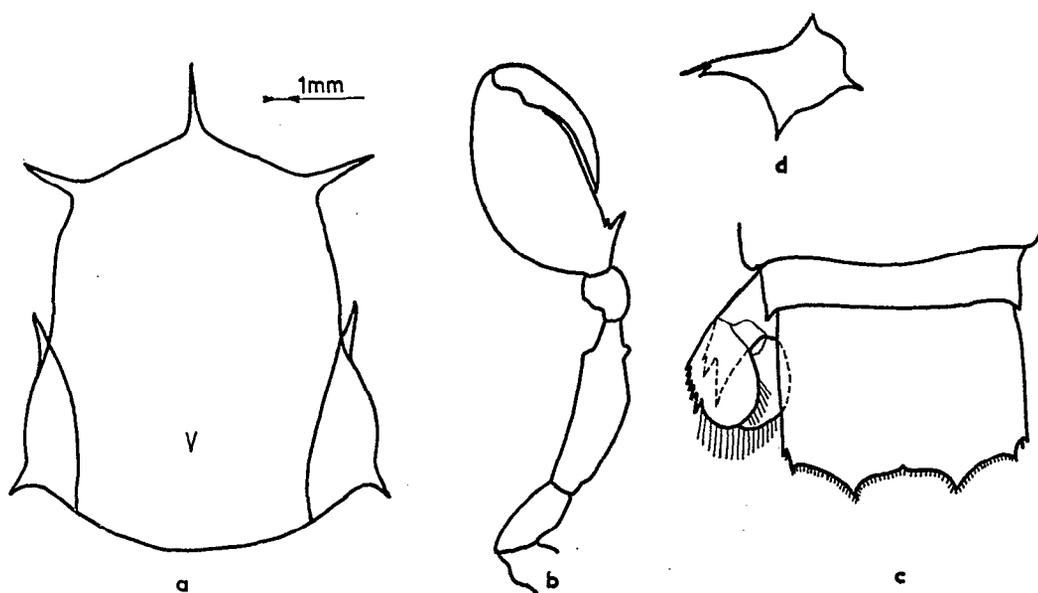
Pl. V. C. — *Squilla raphidea*. — a. b. Carapace à deux stades différents. — c. telson. — d. pince prédatrice.



Pl. VI. A. — *Squilla alba*. — a. b. Carapace à deux stades différents. — c. pince prédatrice. — d. telson.



Pl. VI. B. — *Squilla* sp. F. — a. b. Carapace à deux stades différents. — c. telson. — d. carapace vue de profil. — e. pince prédatrice.



Pl. VI. C. — *Squilla* sp. H. — a. carapace. — b. pince prédatrice. — c. telson. — d. carapace vue de profil.

— *Squilla* sp. D. Cette espèce est identique à la précédente à part la spinulation de la carapace qui est de 5+1 spinules avec en plus une spinule au 1/3 de l'épine postérolatérale. L'espace submédian du telson est aussi plus large. 28 spécimens dont la taille varie de 15 à 26 mm représentent 5 stades différents.

— *Squilla* sp. E. Espèce voisine de *Squilla raphidea* mais avec une seule épine dirigée latéralement au milieu du bord de la carapace. 8 spécimens de 7 à 12 mm représentent 4 stades différents.

— *Squilla* sp. F (pl. VI. B). Cette espèce présente une carapace avec une expansion latéro-ventrale importante sur l'arrière et possédant 11 spinules. On trouve aussi 11 spinules sur le bord antérolatéral mais pas d'épines sur le rostre. 13 spécimens de 19 à 45 mm représentent 6 stades différents.

— *Squilla* sp. G. Cette espèce ressemble beaucoup à *Squilla woodmasoni* seule la spinulation est différente, 1 épine au 1/3 de l'épine postérolatérale plus 5 épines, sur le bord postérolatéral et 10 sur le bord antérolatéral. 8 spécimens représentent 3 stades différents.

— *Squilla* sp. H (pl. VI. C). Cette espèce a une carapace tout à fait particulière. 4 spécimens représentent 2 stades différents.

4.5. — Genre *Coronida*.

— *Coronida* sp. A. Il a été trouvé un seul exemplaire de *Coronida*.

4.6 — Larves non identifiées.

D'autres larves appartenant à des espèces différentes ont été trouvées. Elles sont soit des stades jeunes, soit des stades évolués de petite taille, pour lesquels l'échantillonnage effectué n'a plus aucune valeur quantitative.

5. DISTRIBUTION DES LARVES

5.1. — Conditions physiques.

5.1.1. — *Température.*

Les conditions aux deux extrémités de la radiale ne sont pas les mêmes. Les différences sont liées aux quelques 23 degrés de latitude qui les séparent. Étant donné la biologie des adultes, la température de surface (fig. n° 2) doit avoir une action importante sur les cycles reproducteurs éventuels. A proximité de la côte de Java les eaux de surface ont une température moyenne toujours supérieure à 26° et pouvant atteindre 29°. Vers 20°S au voisinage de la côte nord-ouest de l'Australie la température des eaux superficielles varie de 23° à 27° tandis que vers 32°S elle est toujours inférieure à 20°. Il y a donc en premier lieu une différence de l'ordre de 10° entre les températures aux extrémités nord et sud ce qui peut nous amener à supposer l'existence de deux groupes distincts. Ces températures ont été mesurées au large et il est probable que les variations au voisinage immédiat des côtes sont beaucoup plus importantes encore et agissent fortement sur la biologie des Stomatopodes adultes. A 200 mètres de profondeur les conditions changent et nous rencontrons au cours de l'année une zone à maximum entre 17°S et 20°S où la température moyenne est de l'ordre de 18° 5. De part et d'autre, la température décroît régulièrement pour atteindre 12° à 16° vers Java et 13° à l'extrémité sud, les lignes isothermes étant presque parallèles et régulièrement espacées, on ne peut pas s'attendre à une barrière thermique sérieuse entre le nord et le sud du moins pour les couches superficielles habitées par les larves.

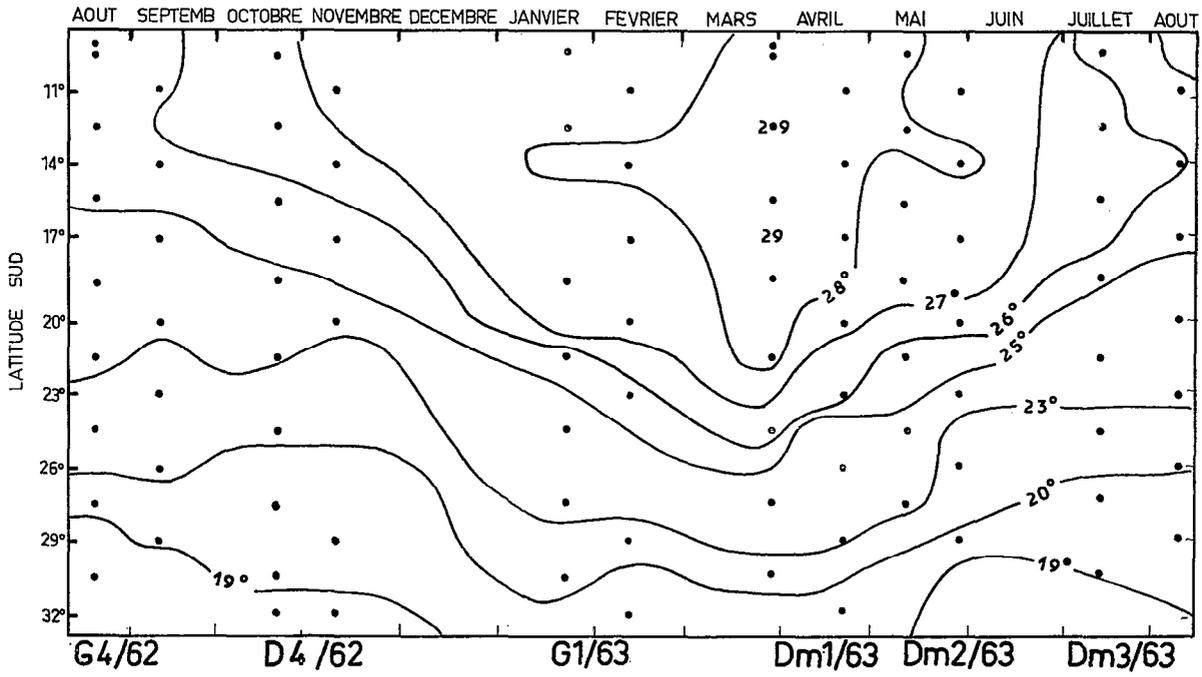


Fig. 2. — Températures de surface (données du C.S.I.R.O.).

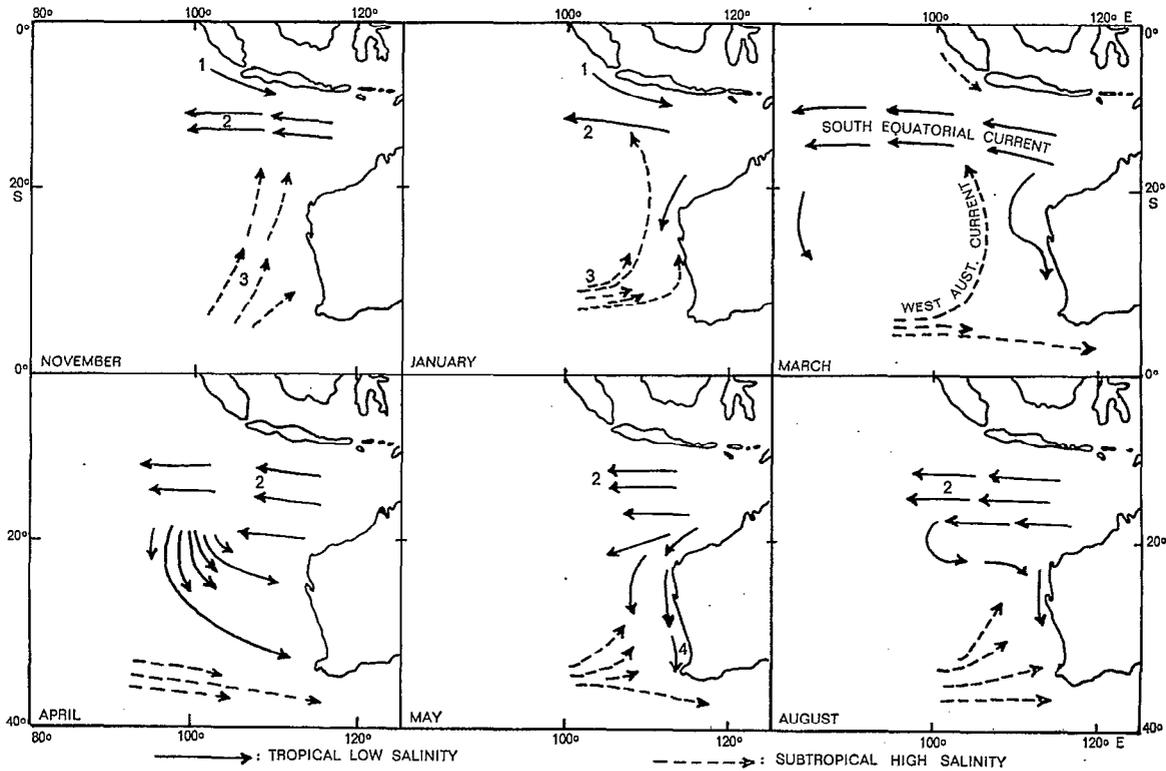


Fig. 3. — Courants de surface (d'après ROCHFORD, D. J.).

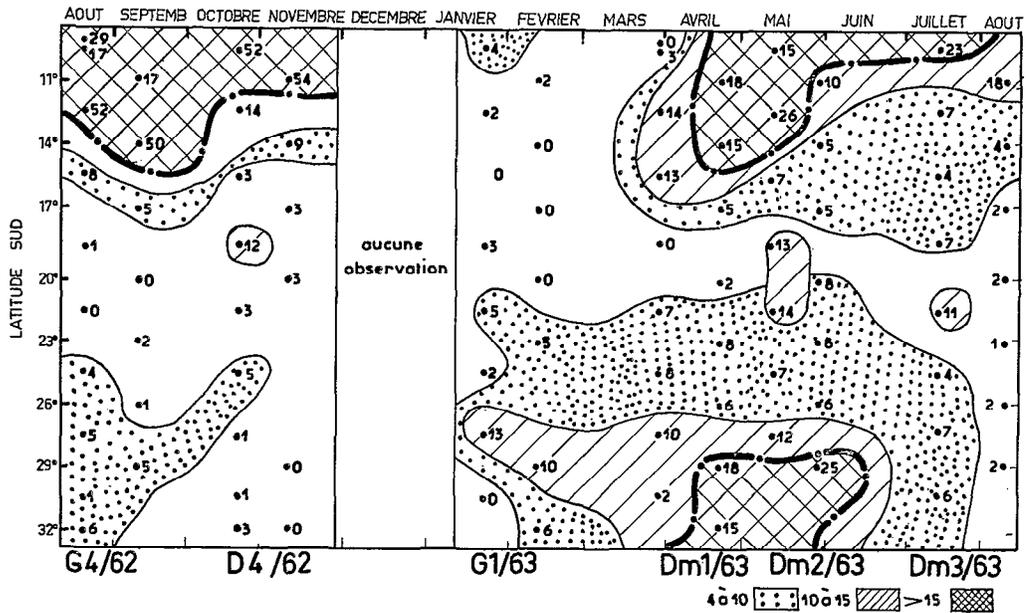
5.1.2. — Courants de surface.

Le point de départ de toutes les larves étant la côte, les courants côtiers et les courants de surface vont jouer un rôle prédominant dans leur dissémination. ROCHFORD tout récemment a fait l'étude complète des courants de cette région. Les traits généraux de la circulation de surface sont résumés par les schémas de la fig. n° 3.

La partie nord de la radiale est dominée par le courant équatorial sud portant à l'ouest ; sa limite se situe vers 18°S. Le contre-courant équatorial est susceptible de ramener les eaux vers l'est à certaines époques au voisinage de la côte de Java. Entre le 21°S et le 32°S, les courants sont beaucoup plus variables. Il existe en général un courant nord-sud le long de la côte australienne, sauf à certaines époques où l'eau qui arrive sur la radiale provient du sud-ouest.

5.2. — Aspects généraux.

Sur la carte n° 1, on a porté le nombre des larves de Stomatopodes par station au cours des différentes croisières. Pour ces organismes issus de la côte la position des stations par rapport à la terre va être un facteur capital pour l'étude de la distribution et on doit noter une différence essentielle entre les stations nord et sud de la radiale ; la côte de Java est orientée EW alors que la portion de la côte australienne intéressée est pratiquement NS. Ceci implique que les stations entre 20°S et 32°S sont situées à peu près à la même distance de la côte alors que celles entre 9°S et 20°S se trouvent à des distances de plus en plus grandes des Iles de la Sonde.



Carte n° 1. — Distribution en nombre des larves de Stomatopodes.

Les distributions doivent donc être examinées sous deux points de vue distincts, d'une part au sud de 20°S celui d'un observateur fixe par rapport à la terre qui suivra donc l'évolution des phénomènes essentiellement dans le temps, d'autre part, au nord de 20°S celui d'un observateur mobile qui aurait simultanément une vision dans l'espace au cours de chaque radiale et une vision dans le temps au cours de l'année.

De cette carte a été tiré un graphique (fig. 4) donnant le nombre moyen de larves par station et par an en fonction de la latitude. En partant de 9°S on trouve une zone où les prises sont

nombreuses à proximité de la côte de Java puis jusqu'à 18°S une zone où les captures décroissent régulièrement ce qui correspond à l'éloignement de la côte et aux pertes causées par les prédateurs. Vers 18°S on note une très légère augmentation. A partir de 20°S on arrive près de la côte australienne et la répartition devient beaucoup plus homogène puisque la radiale est parallèle à la côte. On voit apparaître un léger maximum vers 28°S qui pourrait correspondre à l'avancée ouest de l'Australie vers le 24°S si la dérive nord-sud qui semble se manifester par d'autres caractères est bien une réalité.

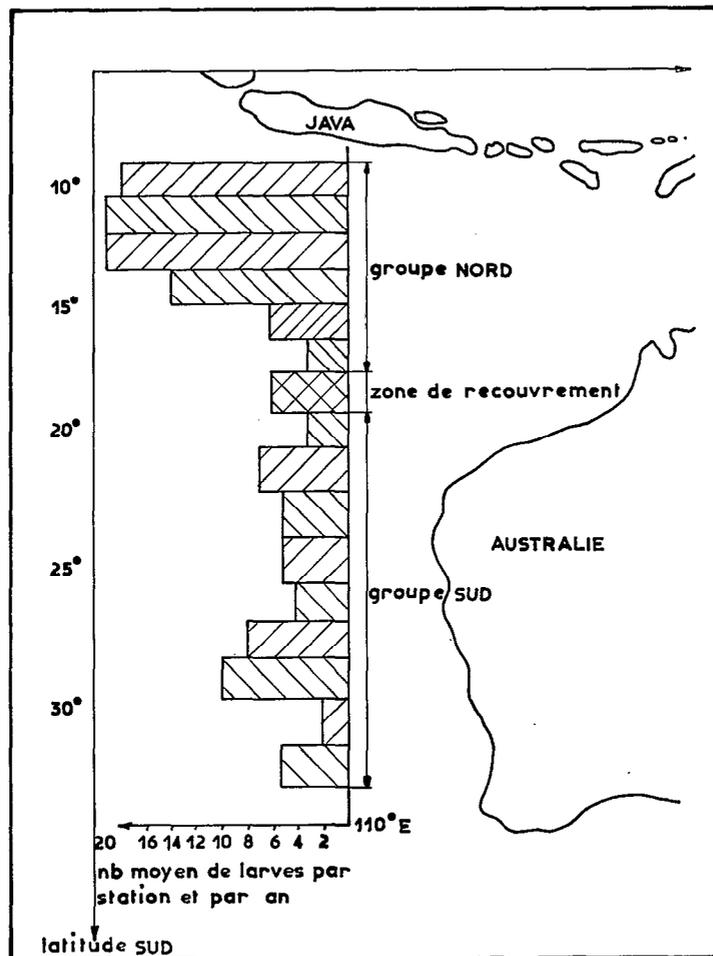


Fig. 4. — Nombre moyen de larves par station et par an en fonction de la latitude.

Cette distribution avec ses deux maximums nord et sud montre bien l'importance primordiale de la position des captures par rapport à la côte et laisse déjà entrevoir de part et d'autre de 20°S la présence de deux groupes distincts à rattacher l'un au Iles de la Sonde, l'autre à la côte australienne.

Dans la partie nord de la radiale de 20°S à 9°S les larves se rencontrent pratiquement toute l'année, le maximum s'étale de mai à octobre, période où le courant équatorial sud connaît son maximum de force et d'extension vers le sud. Le minimum de janvier à début avril correspond, à l'époque où le contre courant de Java se fait sentir empêchant la dérive nord-sud des larves (cf. fig. 5).

Dans la partie sud de 20°S à 32°S le maximum se situe en mai correspondant à l'existence d'un courant nord-sud le long de la côte australienne. Le minimum d'octobre à janvier est en relation avec les courants d'eaux subtropicales venant du sud-ouest qui ne sont donc pas susceptibles d'amener des eaux côtières sur la radiale, les apparitions de larves en janvier correspondent au début du courant nord-sud dans cette région.

La distribution des larves est donc calquée parfaitement sur le schéma de circulation des courants superficiels de cette région et montre ainsi la valeur des larves de Stomatopodes comme indicateurs de courants. La forte prépondérance apparente du groupe situé au nord par rapport au groupe situé au sud, ne veut pas obligatoirement dire que les Stomatopodes des Iles de la Sonde sont numériquement plus importants que ceux de la côte australienne ; il est très probable que les larves ne quittent pas la côte dans les mêmes conditions et que les dérives est-ouest et nord-sud n'ont pas les mêmes valeurs dans les deux cas.

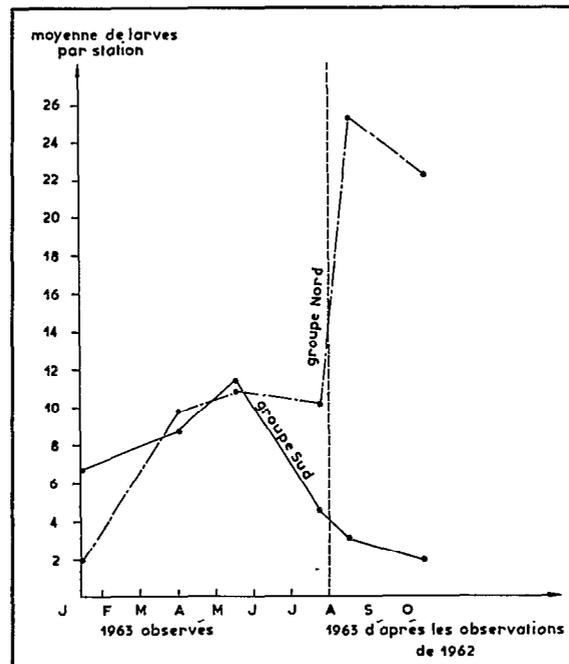


Fig. 5. — Moyenne de larves par station en fonction des mois.

5.3. — Distribution spécifique.

Pour toutes les espèces comprenant un nombre suffisant de spécimens il a été établi une carte de répartition (cf. cartes n° 2 à n° 10). Pour chaque station le chiffre de gauche représente le nombre de larves et celui de droite la longueur mesurée de la base du telson à la base du rostre. La faiblesse en nombre de certaines espèces rend impossible l'interprétation statistique de leur distribution mais permet d'obtenir quelques indications sur leur biologie.

5.3.1. — *Pseudosquilla*.

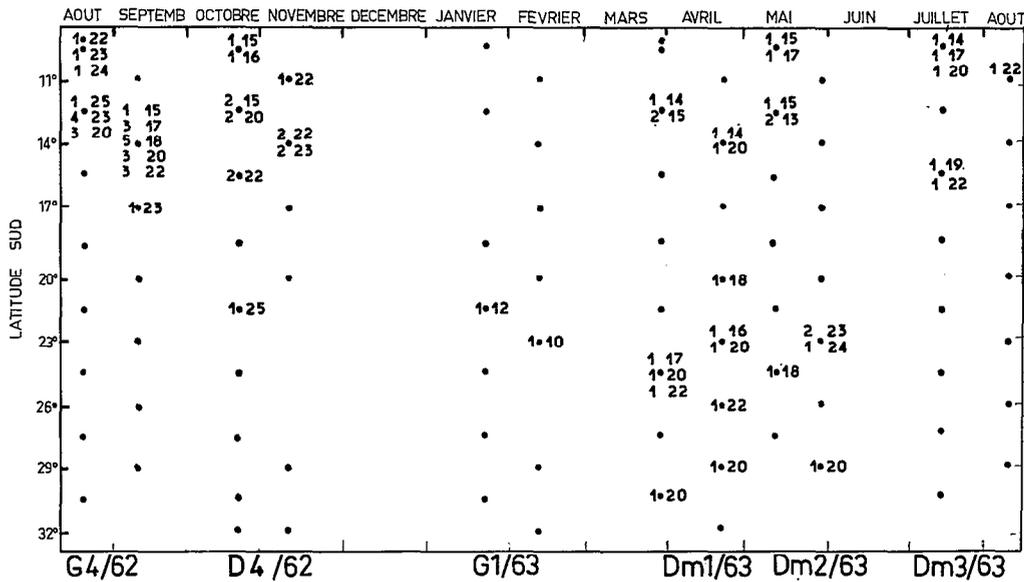
— *Pseudosquilla ciliata* (carte n° 2) se sépare en deux groupes distincts l'un au nord entre 9°S et 17°S où les larves se trouvent toute l'année, l'autre au sud entre 20°S et 30°S où elles n'apparaissent qu'entre janvier et juillet.

— *Pseudosquilla oculata* (carte n° 3) ne se trouve qu'au nord de la radiale de la côte de Java jusque vers 15°S. Une seule larve a été trouvée plus au sud et correspond à un stade évolué. Cette espèce s'observe toute l'année.

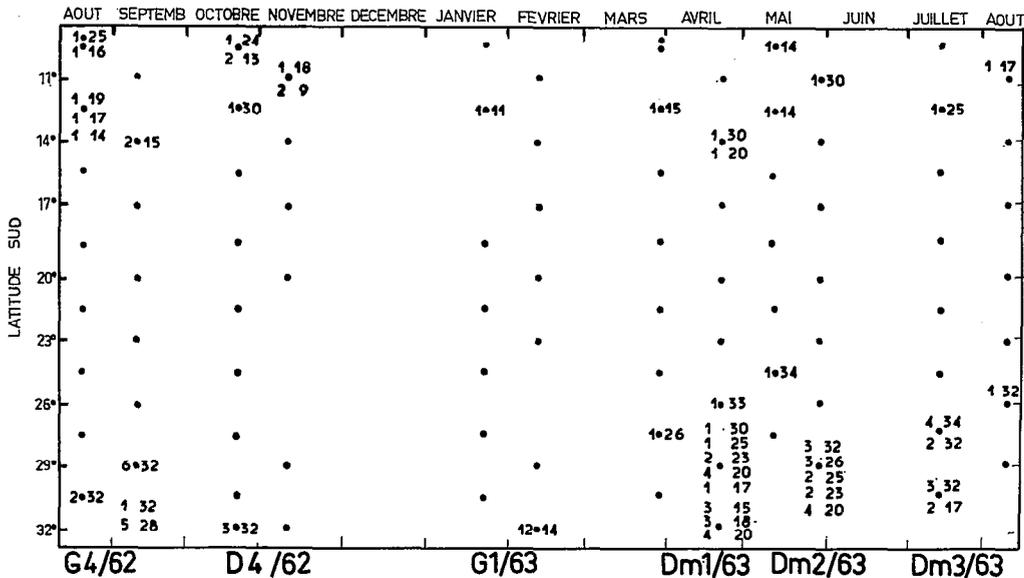
— *Pseudosquilla sp. A* (carte n° 3) a une distribution symétrique de la précédente, les larves se trouvent uniquement de 23°S à 32°S. Cette espèce préfère donc les eaux plus froides et a tendance à suivre l'isotherme de surface 21°.

5.3.2. — *Lysiosquilla*.

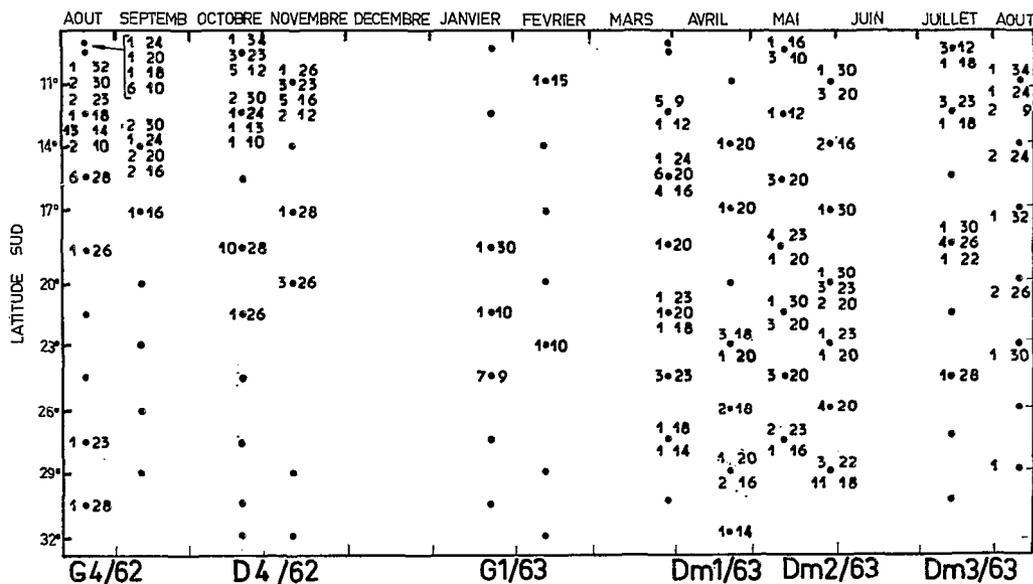
— *Lysiosquilla sulcirostris* (carte n° 4) possède la zone d'extension la plus grande, et se trouve aussi bien au nord qu'au sud. On observe cette espèce toute l'année dans le nord et entre



Carte n° 2. — Distribution de *Pseudosquilla ciliata*.



Carte n° 3. — Distribution de *Pseudosquilla oculata* (9°S à 15°S) et de *Pseudosquilla sp. A.* (24°S à 32°S).

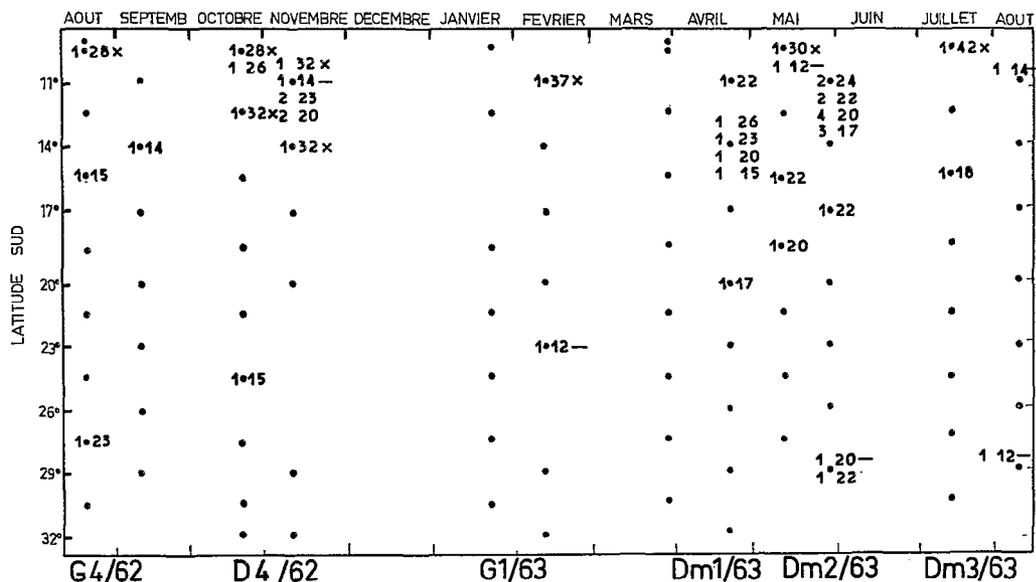
Carte n° 4. — Distribution de *Lysiosquilla sulcirostris*.

janvier et juillet dans le sud. Lorsqu'elle est à son maximum d'abondance, on cesse de distinguer nettement la division des deux groupes nord et sud visible le reste de l'année. Il y a interpénétration probablement due aux formes de la carapace qui rend ces larves très sensibles aux courants.

— *Lysiosquilla sp. A* semble, malgré un nombre de capture restreint, être une espèce du nord de la radiale.

5.3.3. — *Odondactylus*.

— *Odondactylus sp. A* (carte n° 5) se trouve répartie au nord et au sud, trop peu de spécimens ont été trouvés pour que l'on puisse donner d'autres précisions.

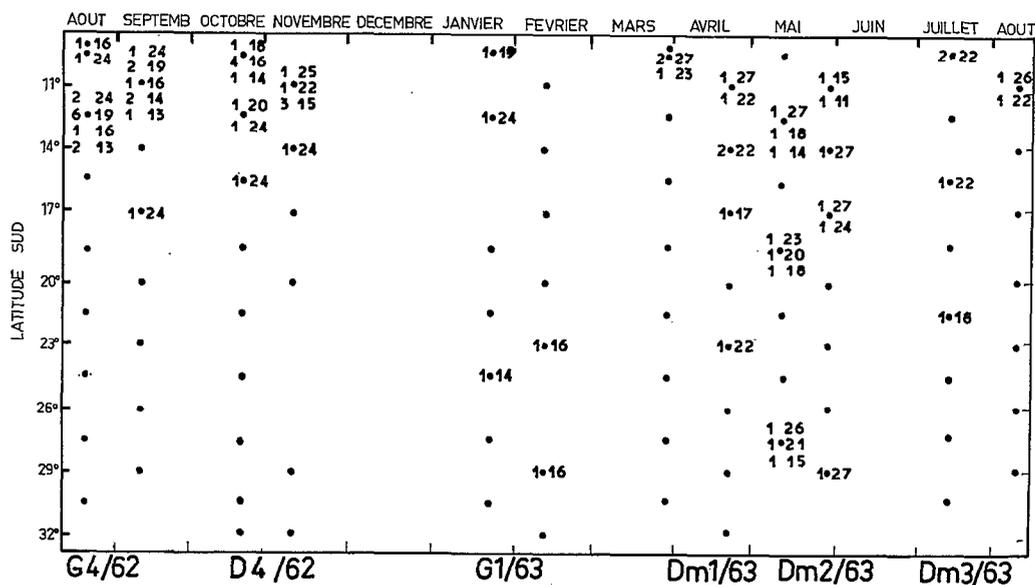
Carte n° 5. — Distribution de *Odondactylus sp. A*, (—) de *Squilla sp. D* et de *Squilla sp. G*. (x).

5.3.4. — *Squilla*.

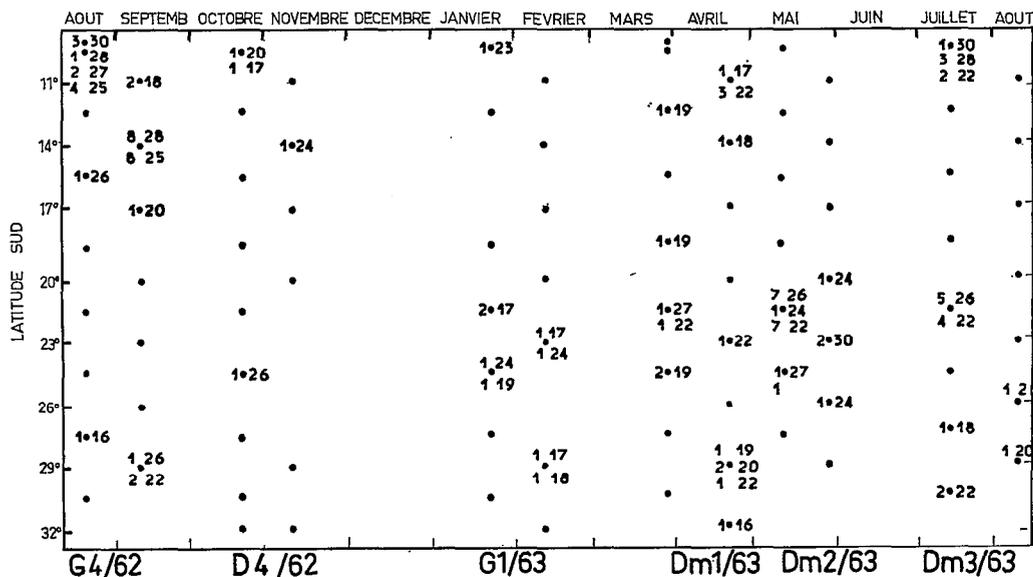
— *Squilla holoschista* (carte n° 7) se trouve seulement entre 9°S et 17°S, à peu près toute l'année.

— *Squilla woodmasoni* (carte n° 8) se trouve répartie au nord avec quelques spécimens déjà très évolués descendant jusqu'à 24°S.

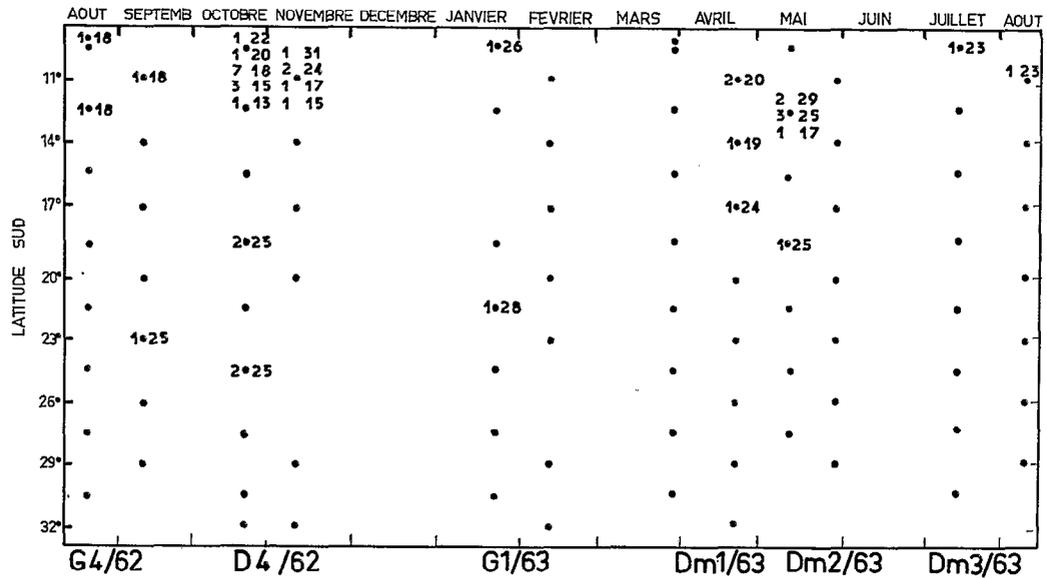
— *Squilla raphidea* est située essentiellement dans le nord avec quelques spécimens dans le sud.



Carte n° 6. — Distribution de *Squilla sp. A*.



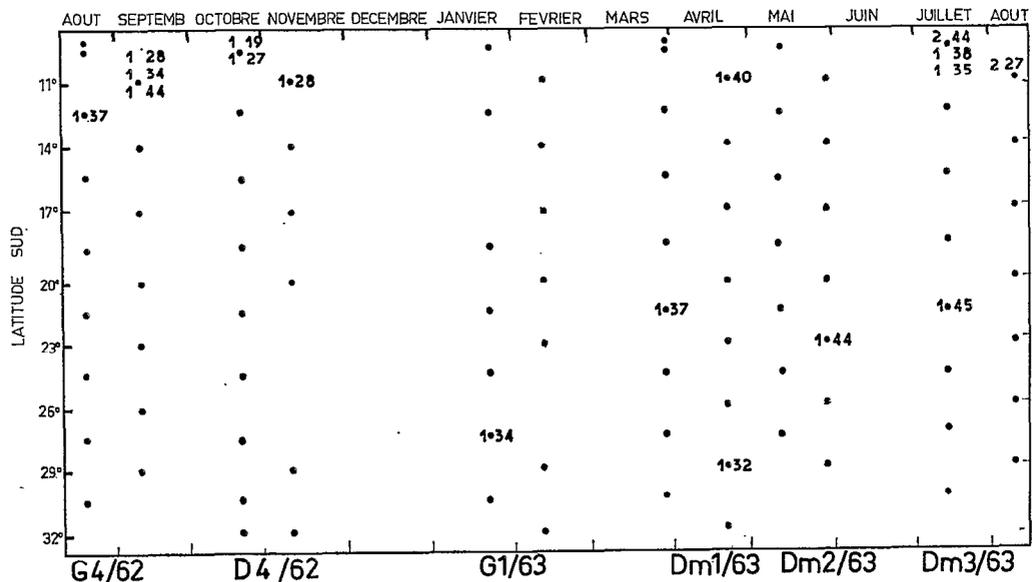
Carte n° 7. — Distribution de *Squilla holoschista* (9°S à 17°S) et de *Squilla sp. B* (20°S à 32°S).

Carte n° 8. — Distribution de *Squilla woodmasoni*.

— *Squilla alba* (carte n° 9) se trouve entre 9° et 14°S au nord, d'avril à décembre et, au sud, entre 21° et 27°, de janvier à juillet.

— *Squilla sp. A* (carte n° 6) est située entre 9° et 18°S et entre 20° et 29°S. Le groupe nord réparti sur toute l'année présente une forte prépondérance sur le groupe sud réparti de janvier à juillet.

— *Squilla sp. B* (carte n° 7) est essentiellement sud entre 19°S et 32°S avec un maximum très net vers avril-mai.

Carte n° 9. — Distribution de *Squilla alba*.

— *Squilla* sp. G (carte n° 5) se trouve uniquement au nord de la radiale entre 9°S et 14°S.

Toutes les autres espèces sont représentées trop faiblement pour que l'on puisse donner des indications valables ; on peut toutefois noter que le nombre des espèces paraît plus important au nord qu'au sud.

De ces distributions découle la réalité entrevue précédemment de deux groupes distincts géographiquement ; ces deux groupes sont séparés par une zone que l'on peut limiter par le 17°S et le 20°S. Dans cette zone, il y a possibilité d'interpénétration des deux faunes et on voit ce phénomène se manifester par un léger accroissement numérique qui peut être l'indice de cette juxtaposition. Cette limite se retrouve plus ou moins déplacée dans une bonne partie des groupes du plancton et du micronecton de cette région.

En conclusion, on a trouvé des espèces situées uniquement au nord de la radiale, d'autres situées uniquement au sud et d'autres ambivalentes (voir tableau 3).

TABLEAU 3. — Répartition des espèces

| Espèces du nord de la radiale | Espèces du sud de la radiale | Espèces ambivalentes |
|--|--|--|
| <i>Pseudosquilla oculata</i> <i>Lysiosquilla</i> sp. A <i>Squilla holoschista</i> <i>Squilla woodmasoni</i> <i>Squilla</i> sp. C <i>Squilla</i> sp. G | <i>Pseudosquilla</i> sp. C <i>Squilla</i> sp. B | <i>Pseudosquilla ciliata</i> <i>Lysiosquilla sulcirostris</i> <i>Odonactylus</i> sp. A <i>Squilla</i> sp. A <i>Squilla</i> sp. D <i>Squilla raphidea</i> <i>Squilla</i> sp. E <i>Squilla laba</i> |

5.4. — Distribution par stades.

Tenter d'établir des cartes de répartition en tenant compte de tous les stades pélagiques rencontrés conduirait à une représentation trop complexe ; aussi pour tirer une synthèse valable des cartes de répartition d'espèce, il est apparu nécessaire de grouper les divers stades en trois catégories de taille correspondant aux caractéristiques suivantes :

— 1^{re} catégorie : taille réduite, appendices thoraciques 6 à 8 rudimentaires ou absents, les appendices thoraciques 3 à 5 n'étant pas tous transformés en pince.

— 2^e catégorie : taille moyenne, appendices thoraciques 3 à 5 toujours en pinces. L'exopode des appendices thoraciques 6 à 8 n'apparaissant pas segmenté.

— 3^e catégorie : taille maximale, appendices thoraciques 6 à 8 bien développés avec exopode en deux segments.

D'après ce groupement, il a été établi une carte (carte n° 11) qui permet de résumer la biologie et le cycle planctonique des diverses larves. Les données obtenues sont différentes en ce qui concerne les espèces sud, les espèces nord et les espèces ambivalentes.

5.4.1. — *Espèces trouvées au sud de la radiale.*

Les stades qui apparaissent en janvier-février sont des stades jeunes. Compte tenu de la distance à parcourir, ceci pourrait correspondre à une période de reproduction sur la côte australienne en décembre où la température des eaux de surface atteint 21° ; les derniers stades jeunes sont trouvés en juillet ; ils pourraient donc être partis de la côte en mai, au moment où la température de l'eau redescend en dessous de cette valeur. Les stades les plus évolués se trouvent de mai à octobre. On peut considérer que l'intervalle moyen qui sépare l'apparition des catégories 1 et 3 fournit une certaine estimation de la durée moyenne du cycle planctonique des espèces intéressées : elle serait donc de l'ordre de 6 mois ; la moyenne réelle pour chaque espèce pouvant osciller de part et d'autre de cette valeur.

La carte de répartition en nombre montre un maximum en avril-mai qui s'explique par une reproduction maximale à la côte en janvier ou février, au moment où les eaux sont les plus chaudes, et par la dérive plus importante à cette époque (fig. n° 3). Des stades jeunes et des stades plus vieux issus de larves apparues tout au début de la période de reproduction pourraient quitter ensemble le littoral et ceci procurerait le mélange des stades que l'on observe en mai-juin sur la radiale.

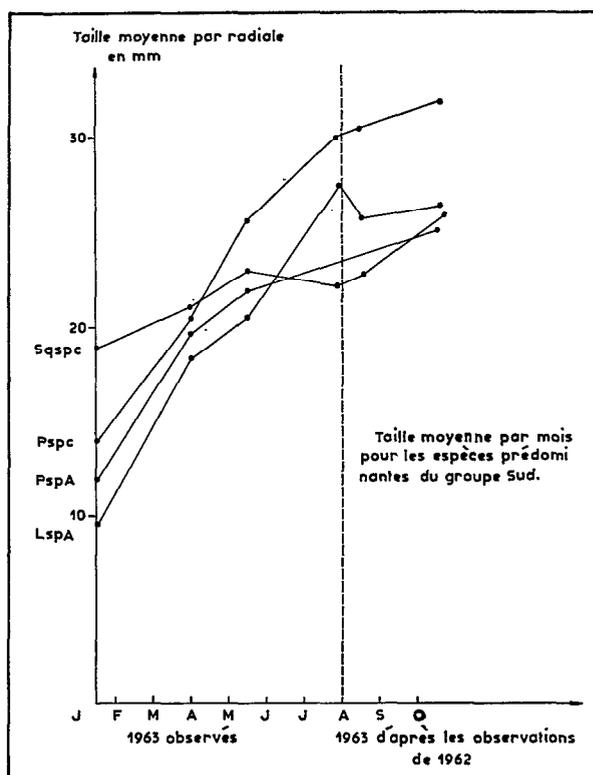


Fig. 6. — Taille moyenne par mois pour les espèces prédominantes du groupe sud.

Nous avons pour ces espèces un cycle pélagique sur la radiale qui paraît bien individualisé ; il semble n'y avoir qu'une seule période de reproduction annuellement sur la côte avec apparition successive de stades jeunes, moyens et âgés (fig. 6). Chez certaines espèces comme *Squilla sp. B* et *Lysiosquilla sulcirostris* qui ont été capturées en nombre suffisamment important, on a l'impression que la reproduction se décale progressivement dans le temps le long de la côte australienne

du nord vers le sud, ce décalage serait en relation avec la remontée de la température des eaux superficielles au-dessus d'un certain seuil, il se concrétise par l'apparition tardive des jeunes stades vers 32°S.

5.4.2. — *Espèces trouvées au nord de la radiale.*

La situation est tout à fait différente pour ces espèces, la carte n° 11 montre des stades jeunes étalés sur toute l'année ce qui laisse supposer l'existence d'une période de reproduction continue ; ceci est assez vraisemblable si on note que la température des eaux superficielles est toujours élevée. Il apparaît cependant une discontinuité en décembre-janvier qui coïncide avec l'apparition du contre-courant de Java (fig. 3). Ce contre-courant empêcherait alors les larves de se détacher de la côte de Java et d'arriver sur la radiale. La dérive des larves atteint des proportions très importantes, puisque vers 17°S on est à quelque 500 milles de tout littoral et que les prises sont loin d'être négligeables. A ces latitudes la région est dominée par le courant équatorial sud et voit donc passer des larves provenant des Iles de la Sonde situées à l'est de la radiale. Près des côtes on rencontre un mélange des stades, mélange qui se poursuit assez loin vers le sud. La reproduction quasi continue a pour conséquence en effet de permettre à des larves de stades différents de se détacher des rivages à n'importe quelle époque. On assiste pourtant à un certain vieillissement de la population en fonction de l'éloignement des côtes, indice d'une continuation du cycle au large.

Pour ces espèces il est très difficile de préciser une durée moyenne de vie planctonique à cause du mélange dans le temps. On peut toutefois penser qu'elle est plus courte que celle du sud car les populations des eaux chaudes ont en général des générations plus rapprochées et des cycles plus rapides.

5.4.3. — *Espèces ambivalentes.*

Les espèces ambivalentes ont le même cycle biologique que les espèces des régions dans lesquelles on les trouve. Une même espèce aura donc deux cycles différents suivant qu'elle se situe au nord ou au sud de la radiale, preuve biologique de l'existence des deux groupes nord et sud.

6. PROBLÈME DU CYCLE DES LARVES AYANT LEURS ADULTES BENTHIQUES ET DÉRIVANT LOIN DES CÔTES

A la différence des organismes purement planctoniques les larves de Stomatopodes ont un cycle dont nous connaissons le point de départ et dont nous pouvons supposer quelquefois l'aboutissement. Le départ se fait nous l'avons vu à partir des Iles de la Sonde pour le groupe nord, à partir des côtes australiennes pour le groupe sud.

D'après la forme générale de leur carapace les larves sont peu aptes à une nage rapide, elles possèdent une grande surface de sustentation qui les rend solidaires des mouvements d'eaux même les plus faibles. Leur nage active doit se faire d'une manière erratique et la résultante horizontale doit en être nulle. Il semble cependant exister une migration diurne verticale comme chez la plupart des animaux planctoniques.

Le départ de la côte a toute chance d'être un phénomène purement passif et il est fort probable qu'une grande partie des larves émises à la reproduction poursuivent leur cycle au voisinage des terres. TOWNSLEY (1) signale la présence de stades très jeunes à Hawaï dans les eaux du lagon et l'absence des stades âgés, stades que l'on retrouve en grande quantité dans les eaux

(1) Cf. TOWNSLEY, S. J., 1953.

extérieures : il n'est donc pas impossible qu'il y ait une certaine nécessité pour les larves de passer une partie de leur cycle dans les eaux du large. Mais pour celles que l'on trouve très loin de la côte, la migration passive cesse d'être conditionnée par les courants côtiers et devient le fait des courants océaniques, la dérive que nous observons alors n'étant que la résultante des différents mouvements d'eaux rencontrés, compte tenu de la migration diurne qui est susceptible de les faire passer dans des couches d'eaux de déplacement différent. Les larves écloses à la même époque sortent du trou où les œufs ont été incubés ; dès qu'elles apparaissent en eau libre, elles sont soumises à toutes les actions physiques des vagues, de la houle, des courants et sont susceptibles de servir de proie à tous les planctonophages. Une partie fera son évolution à proximité de la côte en restant formée en essaim — ceci est confirmé par des observations faites près de la Nouvelle Calédonie et des Tuamotous où il a été trouvé près des récifs dans un seul trait 100 à 200 larves de la même espèce appartenant toutes au même stade. Au moment de la métamorphose postlarvaire elles se trouvent dans un milieu qui leur convient et peuvent se réinstaller dans la vie benthique en assurant le maintien de l'espèce. Quant au reste du stock, entraîné par les courants il s'éloigne de plus en plus de la côte et se trouve dans des conditions écologiques différentes. Si les mues se continuaient normalement on devrait trouver pour les stations nord une distribution dans l'espace calquée sur celle rencontrée dans le temps le long de la côte australienne, or ce schéma n'est pas nettement observé et on trouve des formes encore jeunes à des distances de l'ordre de 400 milles de la côte. Ceci pourrait être l'indice que les cycles ne se poursuivent pas normalement. La présence dans les stations les plus cotières de formes presque post-larvaires que l'on trouve très rarement vers 18°S confirmerait que le cycle normal se poursuit plus facilement près des côtes.

On ne peut cependant pas imaginer un arrêt total des mues car il y a une augmentation de taille en fonction de la latitude, mais il est tout à fait possible que l'on ait un ralentissement ; ce freinage pourrait être dû à la difficulté que rencontrent les larves pour se nourrir ou à des conditions différentes de température. En effet, l'on peut se demander si les pinces prédatrices qui sont les outils essentiels de capture pour l'adulte dans son trou, sont bien adaptées à la préhension en eau libre ; des expériences faites sur des larves au sortir d'un trait montrent qu'elles saisissent très bien avec ces pinces les morceaux de petits Euphausiacés qu'on leur présente, étant même capables d'extraire la chair et de rejeter la carapace mais en est-il de même en pleine eau avec des proies vivantes ? C'est pourtant le seul moyen qu'ont à leur disposition les larves pour se nourrir car l'examen des pièces buccales (1) montre qu'elles ne disposent d'aucun appareil de filtration même chez les stades les plus jeunes d'*Odondactylus* qui n'ont pas encore de pinces prédatrices. Sur toutes les prises, les estomacs semblaient vides ; le problème reste donc de savoir si les larves de Stomatopodes se nourrissent en haute mer et si elles le font régulièrement ou accidentellement.

En outre, elles peuvent se trouver au contact des couches d'eaux de températures différentes, en principe plus froides à cause de la tendance générale de la dérive vers le sud ce qui doit aussi influencer sur la durée et l'évolution des stades.

Ainsi les larves parties au large et ayant échappé aux prédateurs ont des raisons de voir retarder plus ou moins nettement le moment de leur métamorphose postlarvaire. Si celle-ci se produit elles perdent leur carapace larvaire et la possibilité de flotter entre deux eaux, leur vie planctonique cesse alors — aucune forme postlarvaire n'a en effet été trouvée dans les traits alors que l'on a pris des larves où l'on voit la morphologie caractéristique des postlarves apparaître sous la chitine du telson et des uropodes prouvant qu'elles sont prêtes à accomplir leur métamorphose — et les postlarves vont s'enfoncer à la recherche d'un substrat favorable. Au-dessus de 2 000 mètres d'eau, la postlarve va mourir ou servir de nourriture aux prédateurs. Par contre, si le hasard des courants l'a ramenée vers sa côte d'origine ou une autre côte, elle peut se retrouver

(1) Cf. Foxon, 1939.

dans des conditions favorables et continuer son évolution jusqu'à la forme adulte. C'est de cette manière que doit se faire la dissémination des espèces.

Il est peu de groupes littoraux à larves planctoniques qui aient une aire de dissémination aussi grande. Ceci provient de la longueur de cycle et de la quantité très importante de larves émises au départ qui compense leur vulnérabilité durant la vie planctonique. Ces larves jouent un rôle non négligeable dans la chaîne alimentaire notamment près des côtes ou des genres comme *Pseudosquilla* ou *Lysiosquilla* représentent un apport de nourriture important. TOWNSLEY (1) les signale près d'Hawaï dans les contenus stomacaux de *Neothunnus macropterus* et *Katsuwonis pelamis*. Il en a été aussi trouvé en nombreuses quantités dans les Yellowfins pêchés près du récif barrière de la Nouvelle Calédonie (2).

Cette étude a été faite sur les résultats d'une campagne océanographique dont le but était très général. Il s'est trouvé que la situation de la radiale par rapport aux terres correspondait à deux points de vue différents mais pour pouvoir lever le doute sur un certain nombre de problèmes qui se sont posés au cours de cette investigation, il faudrait pouvoir suivre plusieurs radiales partant d'une île isolée, ce qui éviterait d'avoir affaire aux zones de mélange où la situation est toujours difficile à interpréter.

BIBLIOGRAPHIE

- ALIKUNHI (K. H.), 1942. — On some Squilla larvae from Madras plankton. *Curr. Sci. Bangalore* XI (2), pp. 56-58.
- , 1951. — An account of the Stomatopod larvae of the Madras plankton. *Records of the Indian Museum* 49, pp. 219-239.
- , 1958. — Note on a collection of Stomatopod larvae from the Bay of Bengal. *Journal of the Zoological society of India*. 10, pp. 120-147.
- CHOPRA (B. N.), 1939. — Stomatopoda. *John Murray Expedition* VI (3), pp. 137-181.
- DAKIN (W. J.) et COLEFAX (A. N.), 1940. — The plankton of the Australian coastal waters off New South Wales. *Publ. Univ. Sydney Dept. Zool. monogr.* I, pp. 191-193.
- FOXON (G. E. H.), 1932. — Report on stomatopod larvae, Cumacea and Cladocera. *Great Barrier Reef Expedition Sci. Rept.* IV (II), pp. 375-378.
- GOHAR (H. A. F.) et KHOLY (A. A.), 1957. — The larval stages of three Stomatopods Crustacea. *Publications of the Marine Biological station Ghardaya* 9, pp. 85-130.
- C.S.I.R.O., 1965. — Aust. Oceanogr. Cruise Rep. n° 21 à 25. Division of Fisheries and Oceanography Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization Australia 1965.
- GURNEY (R.), 1937. — Notes on some Decapod and Stomatopod crustacea from the red sea. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 107 (A), pp. 319-326.
- . — Notes on Stomatopod larvae. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 116 (1), pp. 133-175.
- HANSEN (H. J.), 1895. — Stomatopoda of the Siboga Expedition. *Siboga Expedition Monogr.* 35, pp. 1-48.

(1) Cf. TOWNSLEY, J. S., 1963.

(2) Cf. LEGAND, M., 1961.

- LEBOUR (M. V.), 1954. — The planctonic Decapod crustacea and Stomatopoda of the Benguela current. *Discovery Reports XXVII*, pp. 219-234.
- LEGAND (M.), 1961. — Contenus stomacaux des Albacores et Yellowfins capturés à la ligne par l'ORSTOM III. Institut Français d'Océanie.
- MANNING (R. B.), 1962. — *Alima hyalina* the pelagic larval stage of the Stomatopod *Squilla alba*. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean XII* (3), p. 496.
- ROCHFORD (D. J.), Seasonal changes in the upper 500 meters. (en cours de publication).
- TOWNSLEY (S. J.), 1953. — Adult and larval Stomatopod occurring in Hawaiian waters. *Pacific Science VII* (4), pp. 399-437.