

IMPORTANCE DES MIGRATIONS NYCTHÉMÉRALES DE COPÉPODES BATHYPÉLAGIQUES

par J.-A. GUEREDRAT et R. FRIESS*

RÉSUMÉ

Pour l'étude des migrations nycthémerales de quatre espèces de Copépodes bathypélagiques, sur l'équateur, dans le Pacifique Central, des prélèvements ont été effectués à l'aide d'un chalut pélagique « ISAACS-KIDD de 10 pieds », le cul de chalut était constitué d'un filet à maille n° 000 (vide de maille 0,9 mm-1 mm). 395 traits obliques, de la surface à diverses profondeurs, ont eu lieu aux différentes heures du jour et de la nuit. Pour chaque espèce la position de la limite, entre la zone profonde où elle est présente et la zone superficielle où elle est absente, varie avec l'heure. Cette limite peut être représentée par une courbe sinusoidale de régression de la profondeur en temps, de la forme $z = z_0 + a \cos(3t + \varphi)$. Pour *Gaussia princeps*, *Megacalanus princeps* et *Paraeuchaeta hansenii*, la corrélation profondeur-temps est forte et l'équation traduit les migrations nycthémerales au seuil de $1\%_{100}$, et leurs amplitudes sont respectivement 460, 340 et 130 m, alors que *Metridia princeps* ne semble pas migrer. L'importance des amplitudes et leur diversité sont soulignées. Les plus grandes coïncident approximativement avec les variations diurnes des isolumes.

ABSTRACT

For the study of the diurnal migrations of four bathypelagic Copepods species in the equatorial Central Pacific, collects have been made with an ISAACS-KIDD Midwater Trawl 10 foot, having a mesh n° 000 (aperture 0,9-1 mm) in the cod-end. 395 oblic hauls from surface to various depths took place at the different day and night hours. For each species the boundary position between the deep zone where it is caught and the superficial one where it is not varies in time. This boundary may be represented as a sinusoidal regression curve of depth in time: $z = z_0 + a \cos(\omega t + \varphi)$. For *Gaussia princeps*, *Megacalanus princeps* and *Paraeuchaeta hansenii* the depth-time correlation is strong and the equation is a significant expression ($P < 0,001$) of the diurnal migration, and their amplitudes are respectively: 460, 340 and 130 m, when *Metridia princeps* does not seem to migrate. The extend of amplitudes and their variation and diversity are emphasized. The greatest fit roughly with the diurnal isolumes variations.

* Centre O.R.S.T.O.M. de Nouméa (Nouvelle-Calédonie), B. P. n° 4.

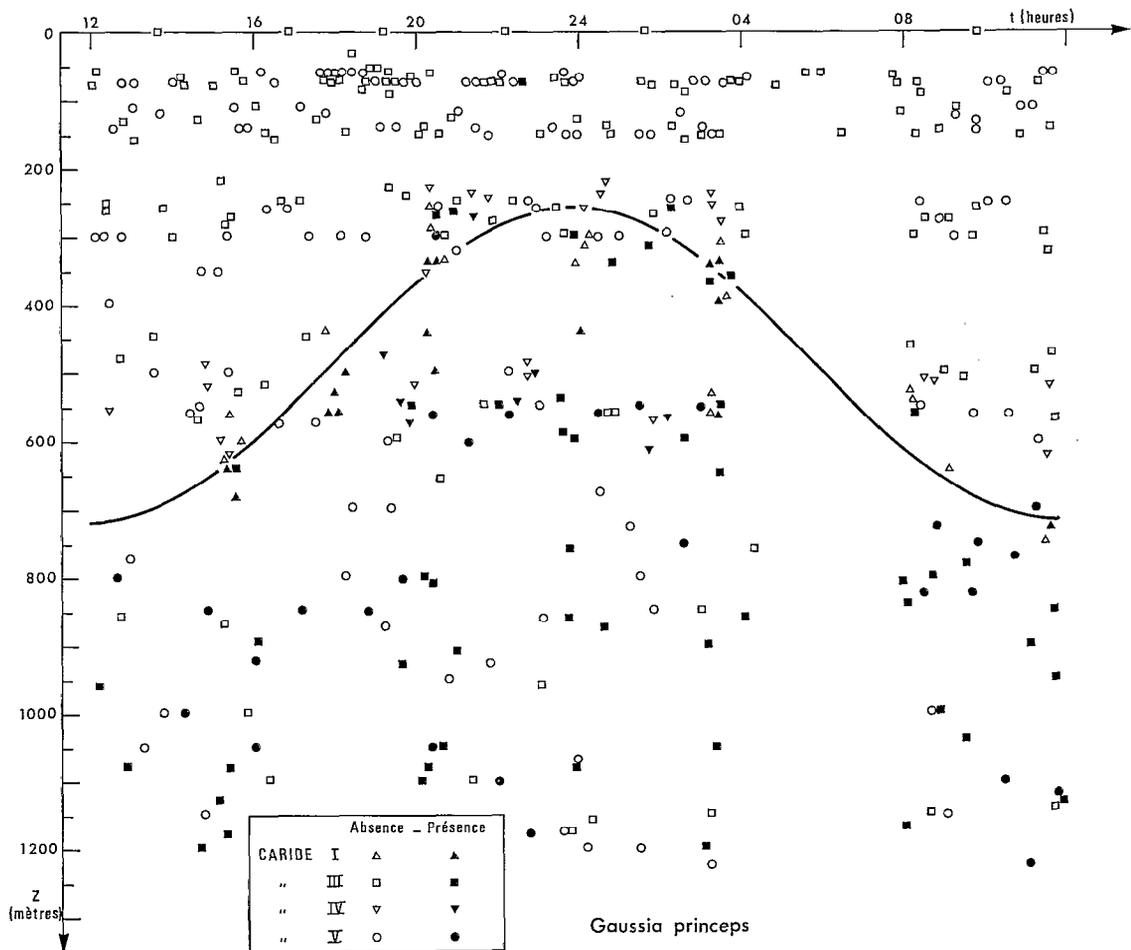


Fig. 1. — *Gaussia princeps*. Répartition des collectes, courbe de régression d'équation : $z = 487 - 230 \cos wt$.

INTRODUCTION

Signalées, pour la première fois par CUVIER en 1817, les migrations nycthémerales, qu'effectuent la plupart des organismes du zooplancton, constituent un phénomène non négligeable dans leur comportement général. Dans certains groupes il convient de mettre en évidence ces migrations et de les souligner, surtout quand elles présentent une importance particulière pour quelques espèces. Quoique cette activité varie avec le sexe, le stade biologique, l'état physiologique et soit même en relation avec la structure hydrologique (GUEREDRAT, 1969), elle présente des caractéristiques spécifiques dont nous nous proposons d'évaluer quelques-unes d'entre elles pour quatre espèces de Copépodes bathypélagiques, prélevées dans les eaux équatoriales du Pacifique Central.

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les Copépodes bathypélagiques étudiés ici sont : *Megacalanus princeps* Wolfenden, 1904 ; *Paraeuchaeta hanseni* (WITH, 1915) ; *Metridia princeps* (GIESBRECHT, 1889) et *Gaussia princeps*

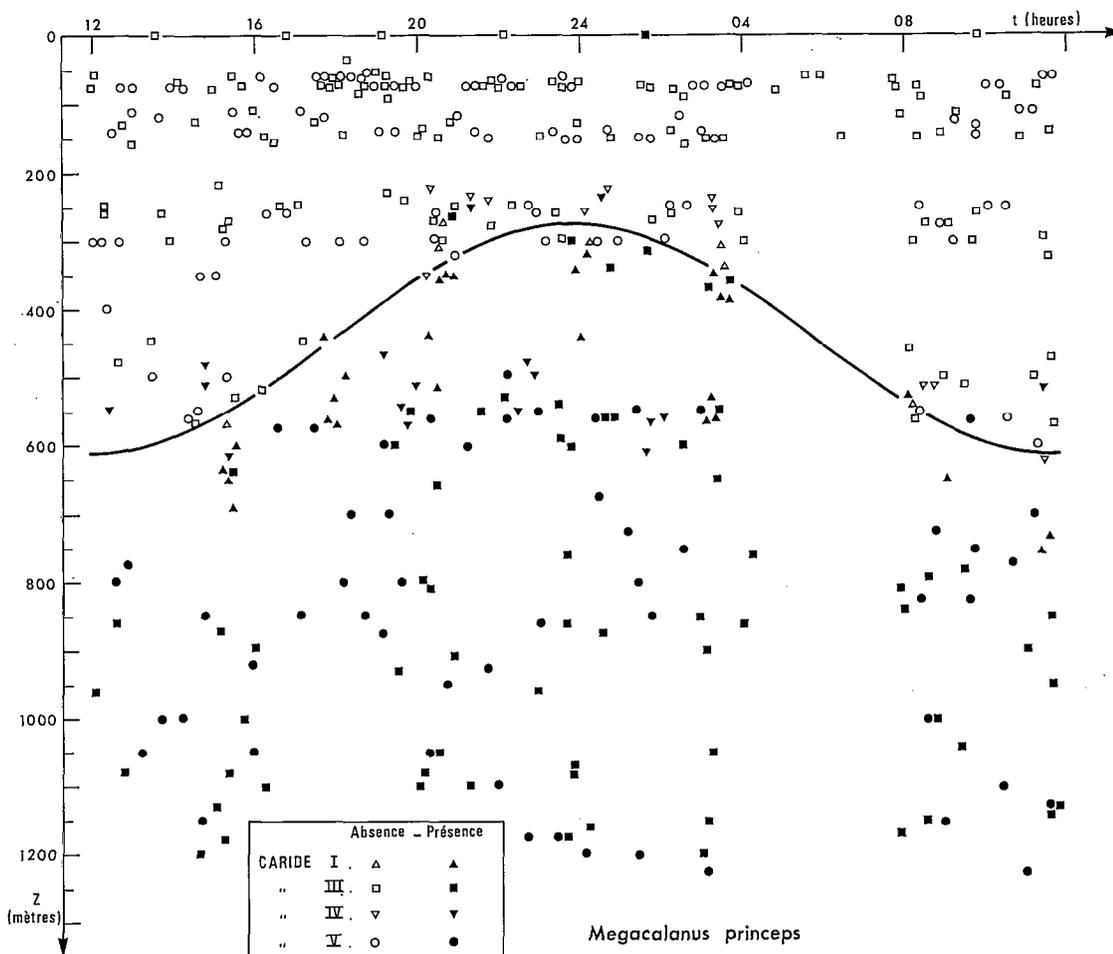


Fig. 2. — *Megacalanus princeps*. Répartition des collectes, courbe de régression d'équation : $z = 441 - 170 \cos \omega t$.

(T. SCOTT, 1894). Le prélèvement de ces espèces, relativement rares, nécessitait l'emploi d'un engin ayant une grande surface d'ouverture. Le chalut pélagique (ISAACS-KIDD midwater trawl) de 10 pieds ayant une embouchure de 9 m², a été utilisé. Le cul de chalut est un filet conique de 50 cm de diamètre d'ouverture et de maille n° 000 (vide de maille compris entre 0,9 et 1,0 mm). Un bathykymographe et un « Depth-distance-recorder », grésés sur le chalut, donnent les profils bathymétriques du trait en fonction, respectivement, du temps et de la longueur de la colonne d'eau filtrée.

L'engin de pêche n'avait aucun système de fermeture, car les mécanismes capables de fermer d'aussi grands filets sont rares ou peu efficaces aux profondeurs qui nous intéressent. Les dispositifs qui obstruent seulement le cul de chalut ou le collecteur sont à proscrire, car la plupart des organismes demeurent en amont du mécanisme de fermeture et sont rejetés après le fonctionnement du système. Lors d'échantillonnage de couches successives, apparaît un important phénomène de « contamination » de certains niveaux, par les organismes qui, quoique capturés dans les couches précédemment échantillonnées, n'ont traversé le mécanisme de fermeture qu'ultérieurement et se retrouvent alors dans un collecteur qui ne correspond pas à la profondeur de leur capture. Ainsi nous avons utilisé un chalut pélagique, sans système ouvrant-fermant, pour échantillonner diverses couches allant de la surface à différentes profondeurs. Ce type de prélèvement nous a conduits à adopter une méthode d'analyse particulière.

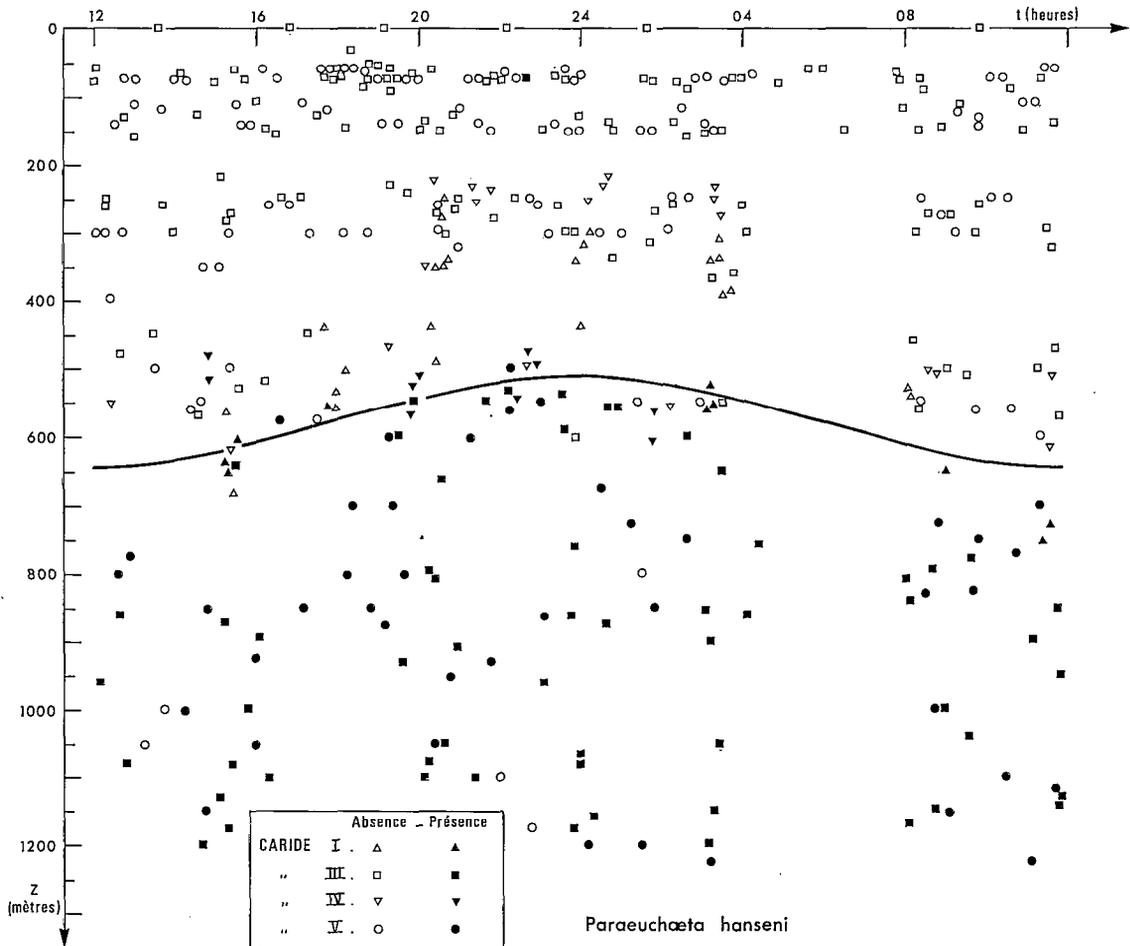


Fig. 3. — *Paraeuchaeta hanseni*. Répartition des collectes, courbe de régression d'équation : $z = 576 - 65 \cos ut$

L'étude initiale portait sur la séquence équatoriale de la croisière « Caride V » (MICHEL *et al.*, 1971), c'est-à-dire, sur 143 récoltes faites à l'équateur autour du méridien 140 °W à 5 minutes de longitude près, ce pendant huit jours. Le nombre de traits, ayant leur profondeur maximale aux environs de la limite supérieure de la distribution verticale des espèces étudiées, nous a paru insuffisant, nous avons donc associé à ce matériel d'autres prélèvements. Nous avons ainsi introduit les trois séquences équatoriales de « Caride III » (MICHEL *et al.*, 1970) soient 186 récoltes, 36 traits de « Caride I » (REPELIN *et al.*, 1969) et 30 traits de « Caride IV » (BOURRET *et al.*, 1970). Les traits de ces trois croisières ont été effectués au cours de séquences s'étalant sur l'équateur de 135 °W à 155 °W. Une séquence comprenait un certain nombre de nyctémères occupés chacun par une série de traits obliques échantillonnant de la surface à une profondeur donnée, chaque jour une couche d'épaisseur différente était prospectée. Cette association nous a semblé possible car entre les migrations de ces diverses périodes aucune différence notable n'a été observée. De plus, ce regroupement offre une image générale de la migration, au-delà d'éventuelles variations annuelles, de l'ensemble de la population.

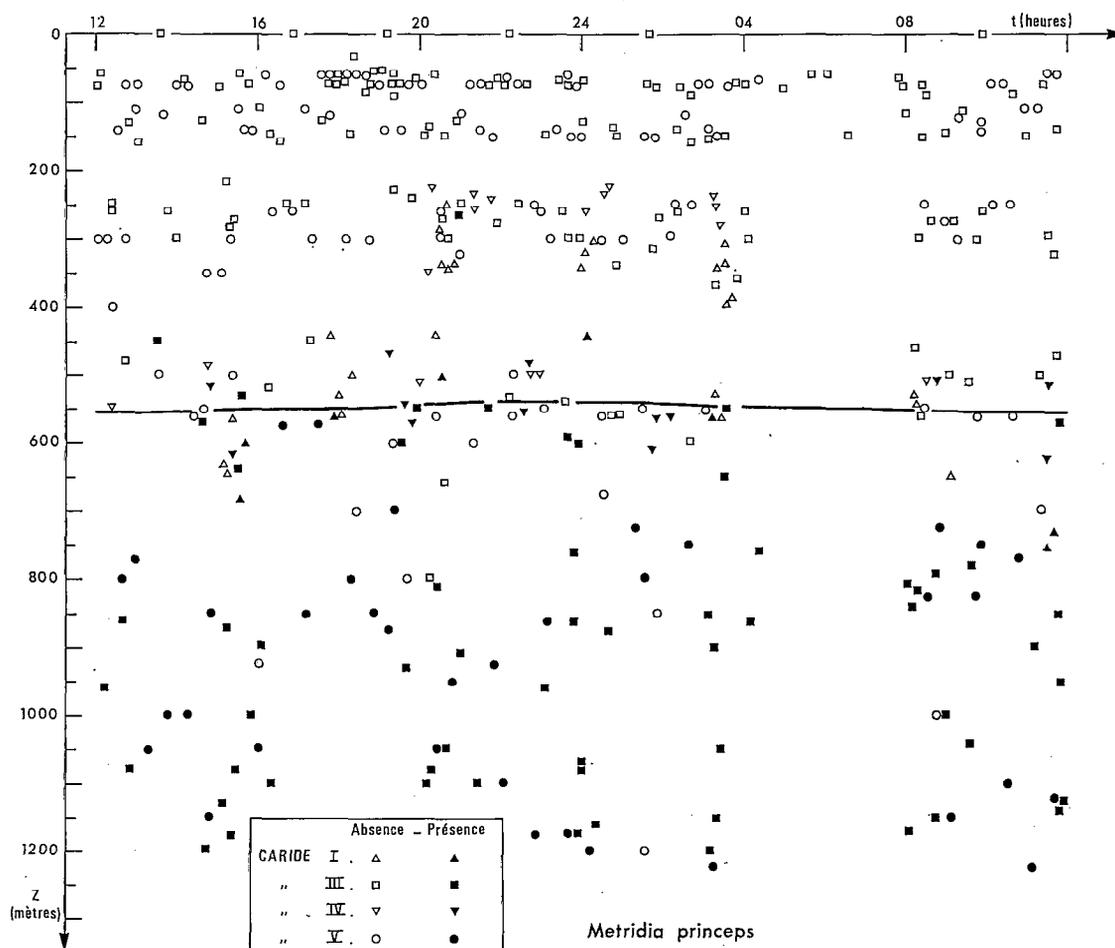


Fig. 4. — *Metridia princeps*. Répartition des collectes, courbe de régression d'équation : $z = 545-7 \cos \omega t$.

2. MÉTHODE D'ANALYSE

Dans le diagramme profondeur-temps, des quatre figures, chaque pêche est représentée par un point dont l'abscisse est l'heure moyenne de trait et l'ordonnée la profondeur maximale de la couche échantillonnée. De plus, pour une même croisière ces points sont figurés différemment selon que l'espèce a été capturée ou pas. S'individualisent ainsi une zone superficielle où l'espèce n'est pas recueillie et une zone profonde où elle l'est. Ces deux zones sont nettement distinctes, sauf dans le cas de *Gaussia princeps*, où la zone profonde est peu homogène car certains de ses traits n'ont pas permis la capture de cette espèce qui dans le Pacifique a une très faible densité dans les eaux équatoriales (GUEREDRAT, 1969). A la limite de deux zones, nous pouvons déterminer des couples « présence-absence » en associant pour une même valeur, ou deux valeurs très voisines, de l'abscisse, les deux points les plus proches appartenant chacun à une zone. En retenant parmi ces couples ceux formés de points distants de moins de 28 m, en moyenne, nous obtenons à 14 m près la position bathymétrique des spécimens les moins profonds de la population étudiée.

Cette méthode nous permet de limiter notre étude de la migration nycthémeraie aux seuls

organismes qui, à tout instant, occupent, dans la distribution verticale, la partie supérieure de la couche habitée. Cette limitation à une subpopulation confère une plus grande homogénéité à nos données car, il existe des différences de comportement dans l'intensité des réactions dans les migrations nyctémérales des individus d'une même espèce selon qu'ils appartiennent au sommet ou à la base de la population (MOORE, 1955 ; MOORE et O'BERRY, 1957).

Des diagrammes préliminaires n'ayant pas fait apparaître des différences significatives entre les migrations des mâles et des femelles, les adultes des deux sexes ont été regroupés pour *Megacalanus princeps*, *Metridia princeps* et *Gaussia princeps*, par contre seules les femelles de *Paraeuchaeta hansenii* figurent dans nos données, car les quelques rares mâles appartenant à ce genre, que nous avons capturés, n'ont pas été identifiés au niveau de l'espèce.

3. RÉSULTATS

La distribution des couples de points « présence-absence » retenus, met en évidence une migration du type classique pour trois des espèces. Différents auteurs dont CASSIE (1963) avaient déjà noté essentiellement que : vers midi les organismes commencent à monter vers la surface, atteignent leur profondeur minimale à minuit puis s'enfoncent de nouveau, parfois à l'aube s'observe une remontée, la profondeur maximale étant atteinte à midi. De 04 à 08 heures, les activités étaient consacrées aux stations hydrologiques et aux récoltes de phytoplancton. Dans cet intervalle de temps nos prélèvements sont donc très rares et nous ignorons s'il existe la remontée à l'aube que souligne CUSHING (1951) et que nous avons notée très nettement pour l'espèce neustonique *Labidocera aculifrons* (GUEREDRAT, 1970).

Le schéma d'une telle migration peut s'exprimer par une fonction sinusoïdale, dont nous déterminerons l'équation de régression. Le test statistique de cette régression nous indiquera, avec quelle « précision » et dans quelle mesure une telle équation traduit le phénomène de migration verticale mis en évidence par nos prélèvements et notre méthode d'analyse. Des études analogues ont été faites par KING et HIDA (1954) et LEGAND (1958) pour exprimer le logarithme du volume du zooplancton en fonction de l'heure de prélèvement pour quelques profondeurs. Pratiquement nous avons effectué une transformation de la variable temps (t) en posant $X = \cos(\omega t + \varphi)$, où $\omega = \frac{2\pi}{T}$, T étant la période du phénomène soit 24 heures, et $\varphi = 0$ car les extrémums se situent effectivement à $t = 12$ et 24 heures. Puis nous avons déterminé l'équation de la droite de régression de la profondeur (z) en X , soit : $z = aX + b$, où a est la pente et b la profondeur d'équilibre ; d'où la fonction sinusoïdale $z = z_0 + a \cos \omega t$, avec $z_0 = b$. Les équations pour les quatre espèces sont groupées dans le tableau I.

Pour trois espèces la corrélation entre la profondeur et l'heure est forte, les amplitudes des migrations nyctémérales sont très importantes et l'équation sinusoïdale traduit bien le phénomène au seuil de 1^o/100. Par contre, pour *Metridia princeps* le coefficient de corrélation très faible indique que la profondeur est quasiment indépendante de l'heure, cependant la très faible migration qui se dessine s'exprime par une équation sinusoïdale significative au seuil de 5 %.

TABLEAU I
Équations des migrations nycthémerales et test de signification

Espèces	<i>Gaussia princeps</i>	<i>Megacalanus princeps</i>	<i>Paraeuchaeta hanseni</i>	<i>Metridia princeps</i>
Nombre de traits.....	38	34	24	26
$z = z_0 + a (X - \bar{X})$	487-230 $\cos \omega t$	441-170 $\cos \omega t$	576-65 $\cos \omega t$	545-7 $\cos \omega t$
Coefficient de corrélation.....	0,963	0,946	0,805	0,131
t calculé et t aux seuils de **1 ‰ et *5 %.....	21,40 > 3,590**	16,70 > 3,63**	6,36 > 3,79**	2,21 > 2,06*

Les courbes sinusoïdales obtenues sont significativement représentatives des migrations nycthémerales mises en évidence par notre matériel et notre méthode. Cependant, il existe certaines imprécisions dans nos données qui ne nous permettent pas de nous prononcer sur quelques points. Par exemple l'insuffisance de prélèvements entre 04 et 08 h conduit à une image simplifiée du comportement des organismes ; et l'expression actuelle ne saurait rendre compte d'une éventuelle remontée à l'aube. De même la formule de la vitesse (v) déduite de l'équation du mouvement sinusoïdal : $v_t = a\omega \sin \omega t$ (tableau II), ne rend pas compte de l'infériorité très probable de la vitesse ascensionnelle par rapport à celle de la plongée, qu'observent HARDY et BAINBRIGE (1954) au cours d'expériences.

TABLEAU II
Paramètres des migrations nycthémerales

Espèces	<i>Gaussia princeps</i>	<i>Megacalanus princeps</i>	<i>Paraeuchaeta hanseni</i>	<i>Metridia princeps</i>
Taille moyenne (mm).....	10,75	9,52	8,99	7,32
Profondeur (m) de jour.....	717	611	641	552
Amplitude (m).....	460	340	130	14
Vitesse théorique moyenne (m/h)....	38	28	11	1
Vitesse théorique maximale instantanée (m/h).....	60	44	17	2

Enfin, il n'est pas possible de préciser si, comme l'indique la courbe, les migrations, même à très faible vitesse, s'amorcent dès 12 et 24 h, ou si elles ne commencent réellement que, quelques heures après les valeurs de ces extrémums. CUSHING (1951) note que dans certains cas, l'ascension commence dès midi.

Il faut tout particulièrement souligner l'importance des variations verticales déterminées pour trois des espèces étudiées. Des amplitudes et des vitesses ayant les mêmes ordres de grandeur ont été signalées pour des organismes de tailles généralement plus grandes que celles des Copépodes indiqués dans le tableau n° II.

Remarquons que les valeurs des amplitudes de migration s'ordonnent comme celles des tailles moyennes de chaque espèce. Ces tailles ont été déterminées sur une cinquantaine de spécimens par espèce. Cependant, les faibles différences qui existent entre les longueurs des individus

sont sans commune mesure avec celles qui s'observent pour les amplitudes. Ainsi dans un groupe dont les types morphologiques sont très semblables, la recherche d'éventuelles relations entre l'aptitude à d'importantes migrations verticales et les dimensions de l'organisme ne doivent pas porter uniquement sur la longueur. En effet, le volume ou la plus grande surface perpendiculaire à l'axe de l'individu quand il migre doit intervenir lors des déplacements passifs. Alors que l'importance des mouvements actifs dépend très probablement de la masse musculaire dont la puissance est sans doute liée au volume de l'organisme.

Mais c'est principalement la longueur des individus qui est connue. Les amplitudes observées pour les Copépodes bathypélagiques sont comparables à celles que signalent : AIZAWA (1969) qui situe certaines Sergestides et Pénéides entre 700 et 400 m le jour et de 110 à 200 m la nuit ; et BRINTON (1967) qui note des migrations de plus de 300 m pour sept espèces des genres *Euphausia* et *Thysanopoda*.

De telles distances à couvrir nécessitent des vitesses assez importantes surtout si elles ne sont pas parcourues en ligne droite, quoique HARDY et BAINBRIDGE (1954) signalent des mouvements directs pour les grandes formes. HARDY et GUNTHER (1935) attribuent à *Calanus simillimus* des vitesses de l'ordre de 50 m/h, et HARDY et BAINBRIDGE (1954) observent pour *Calanus finmarchicus* et *Euchaeta norvegica* des vitesses de pointe de 66 et 135 m/h durant deux minutes et des moyennes sur une heure de 15 et 60 m/h, qui sont du même ordre de grandeur que celles mises en évidence ici pour des organismes de plus grande taille mais, qui doivent soutenir de telles vitesses pendant une plus grande période.

Il semble que la lumière joue un rôle important dans les migrations des espèces bathypélagiques, puisque à ces profondeurs, elle est le seul facteur dont l'intensité présente des fluctuations nyctémérales. Son existence y est admise par CLARKE et BACKUS (1964) qui situent vers 1000 m la profondeur maximale à laquelle les animaux dotés d'yeux peuvent utiliser la lumière provenant de la surface pour la vision. Plus précisément WATERMAN *et al.* (1939) signalent qu'à 600 brasses il y a encore assez de lumière pour stimuler l'œil d'un Crustacé.

A ces profondeurs la lumière est pourtant très faible, par exemple MOORE (1950) figure à midi pour 150, 300 et 400 brasses de profondeur des intensités qui ne sont plus égales qu'aux 10^{-10} , 10^{-27} , et 10^{-29} de celle de la lumière solaire incidente.

Cependant les fluctuations d'intensité entre le jour et la nuit sont de l'ordre de grandeur des migrations. En effet, MOORE (1950) note qu'un animal qui à midi est à 300 brasses (540 m), trouvera la même intensité lumineuse le soir à 150 brasses (270 m), or ces profondeurs sont approximativement celles (611 et 271 m) où se rencontre de jour et de nuit *Megacalanus princeps* d'après nos observations.

Sans exclure la possibilité d'interventions de divers autres facteurs, il apparaît ici, comme dans les principales études sur les migrations nyctémérales, que le rôle de la lumière doit être souligné. Ce facteur peut, en effet, d'après ENRIGHT et HAMMER (1967), entraîner une réponse photocinétique, ou stimuler un rythme endogène ou déclencher (FRIEDRICH, 1969) un comportement trophique par l'intermédiaire du phytoplancton strictement lié à l'activité solaire et les premiers organismes des premiers maillons de la chaîne alimentaire. Ces conséquences peuvent apparaître isolément, ou être combinées.

Dans un milieu dont les conditions générales sont relativement stables et l'éclairement faible, nous observons cependant des variations nyctémérales très différentes, ce qui semble prouver que le stimulus déclenche un rythme endogène dont l'amplitude de réaction est essentiellement spécifique.

4. CONCLUSION

En nous basant sur la présence et l'absence de quatre espèces de Copépodes bathypélagiques, dans diverses couches, aux différentes heures du jour et de la nuit, nous avons déterminé les équations sinusoïdales qui expriment les migrations nycthémerales de ces organismes. Sans rechercher la causalité de ce phénomène, nous avons simplement indiqué la similitude des variations bathymétriques de certaines isolumes avec celles de quelques espèces au cours des 24 heures.

Il nous semble intéressant de souligner l'importance des vitesses et amplitudes des migrations observées pour trois de ces espèces, car les migrations constituent un phénomène fondamental dans le comportement général des animaux. Sur le plan physiologique, de telles distances, parcourues à de telles vitesses, entraînent une dépense énergétique qui doit représenter une grande partie du métabolisme général et, l'on conçoit que de pareilles dépenses ne puissent être supportées que lorsque le stade biologique permet certains états physiologiques, d'où les modifications qui peuvent intervenir dans l'importance des migrations. Sur le plan écologique, toute la colonne d'eau parcourue par une espèce lors de sa migration verticale doit être considérée comme faisant partie, dans une certaine mesure, de son habitat et elle appartient à l'écosystème qui s'y développe. Son comportement est alors lié aux caractéristiques physico-chimiques et biologiques qui varient le long de cette colonne d'eau. Mais aux profondeurs qui nous intéressent, les gradients verticaux des différents facteurs du milieu sont très faibles et, ceci peut expliquer que les amplitudes de migration aient de telles importances, si l'on admet que souvent les frontières hydrologiques limitent généralement les phénomènes migratoires. A ces profondeurs, les espèces eurybathes ne sont pas nécessairement eurytopiques pour les autres caractéristiques du milieu. Par contre l'absence de migration nycthémerale de *Metridia princeps* ne semble pas être une contrainte imposée par l'environnement physique.

BIBLIOGRAPHIE

- AIZAWA (Y.), 1969. — Vertical distributions and migration of meso and bathypelagic shrimps in the neighbouring sea of Japan. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 16 (1), pp. 60-63.
- BOURRET (Ph.) *et al.*, 1971. — Croisière CARIDE 4 : Zooplancton-Micronecton. *O.R.S.T.O.M. Nouméa Océanogr. Rapp.* 38 multigr.
- BRINTON (E.), 1967. — Vertical migration and avoidance capability of Euphausiids in the California current. *Limnol and Oceanogr.*, 12 (9), pp. 451-483.
- CASSIE (R. M.), 1963. — Microdistribution of plankton. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 1, pp. 223-252. Harold Barnes, Ed. London.
- CLARKE (G. L.) & BACKUS (R. M.), 1964. — Interrelations between the vertical migration of Deep Scattering layers, bioluminescence and changes in daylight in the sea. *Bull. Inst. Oceanogr. Monaco*; 64 (1318), 36 p.
- CUSHING (D. H.), 1951. — The vertical migration of planktonic Crustacea *Biol. Rev., G. B.*, 26, pp. 158-192.
- ENRIGHT (J. T.) & HAMMER (W. H.), 1967. — Vertical diurnal migration and endogenous rhythmicity. *Sciences*, 157, pp. 937-941.
- GUEREDRAT (J.-A.), 1969. — Distribution de quatre espèces de Copépodes bathypélagiques dans l'ouest du Pacifique équatorial et tropical sud. *Deep-Sea Res.*, 16, pp. 361-375.
- GUEREDRAT (J.-A.), 1970. — Note sur les migrations nycthémerales de *Labidocera aculifrons* (Crustacé-Copépode). *J. Cons. internation. Explor. Mer*, 33 (2), pp. 293-296.
- HARDY (A. C.) & BAINBRIDGE (R.), 1954. — Experimental observations on the vertical migrations of plankton animals. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 33, pp. 409-448.
- KING (J. E.) & HIDA (T. S.), 1954. — Variations in zooplankton abundance in Hawaiian waters, 1950-1952. *U.S. Fish Wild Serv. Spec., Sci. Rept. Fish.* 118, pp. 1-66.

- LEGAND (M.), 1958. — Variations diurnes du zooplancton autour de la Nouvelle-Calédonie. *Rapp. Scient. Inst. Fr. Océanie. Sect. Océanogr.* 6, Rapp. multigr. 42 p.
- MICHEL (A.) *et al.*, 1970. — Croisière CARIDE 3. Zooplancton-Micronecton. *O.R.S.T.O.M. Nouméa Océanogr.* Rapp. 37 multigr.
- MICHEL (A.) *et al.*, 1971. — Croisière CARIDE 5. Zooplancton-Micronecton. *O.R.S.T.O.M. Nouméa Océanogr.* Rapp. 41 multigr.
- MOORE (H. B.), 1950. — The relation between the scattering layer and the *Euphausiacea*. *Biol. Bull.* 99, pp. 181-212.
- MOORE (H. B.), 1955. — Variations in temperature and light response within a plankton population. *Biol. Bull.* 108 (2), pp. 175-181.
- MOORE (H. B.) & O'BERRY (D. L.), 1957. — Plankton of the Florida current IV. Factors influencing the vertical distribution of some common Copepods. *Bull. mar. Sci. Gulf Caribbean.* 7 (4), pp. 297-315.
- REPELIN (R.) *et al.*, 1969. — Croisière CARIDE 1 : Zooplancton-Micronecton. *O.R.S.T.O.M. Nouméa Océanogr.* Rapp. 35 multigr. 64 p.
- WATERMAN (T. H.) *et al.*, 1939. — Diurnal vertical migrations of deep water plankton. *Biol. Bull.* 76, pp. 256-279.