

**PHRONIMIDAE DU BASSIN INDO-AUSTRALIEN  
(AMPHIPODES HYPÉRIDES)  
CYCLE GÉNITAL ET RÉPARTITION SAISONNIÈRE  
RELATIONS QUANTITATIVES ET ÉCOLOGIQUES**

par R. REPELIN\*

RÉSUMÉ

*La réalisation d'un programme de pêches pélagiques dans le Bassin indo-australien a montré une richesse notable des eaux en Amphipodes de la famille des Phronimidae. 88 collectes furent exécutées de nuit avec un chalut Isaacs-Kidd.*

*Toutes les espèces admises par les auteurs y sont représentées à l'exception de Phronima affinis.*

*Phronima sedentaria, P. atlantica, P. stebbingi et Phronimella elongata sont prédominantes et se répartissent en deux peuplements occupant les eaux de subsurface tropicale et subtropicale à teneur minimale d'oxygène dissous. Par contre, P. pacifica, P. curvipes et P. solitaria se cantonnent principalement dans les masses tropicales tandis que P. colletti se localise dans les couches subtropicales exclusivement.*

*L'examen des phénomènes sexuels révèle des cycles reproducteurs assez différents d'une espèce à l'autre. Dans la zone prospectée, P. sedentaria, P. solitaria, P. pacifica et Phronimella elongata réalisent un repeuplement principal au printemps suivi quelque temps plus tard, d'une recrudescence secondaire durant l'automne. La cyclisation de la reproduction, chez ces espèces, se trouve plus ou moins sous la dépendance des « saisons biologiques » dont le développement s'observe, en fonction de la latitude, à des époques différentes de l'année.*

*En revanche, les espèces P. atlantica, P. stebbingi et P. curvipes manifestent, en milieu tropical, une activité génitale s'étendant à toutes les saisons de l'année.*

*Bien qu'appartenant à un groupe considéré comme omnivore, les individus de l'E. indien présentent une alimentation reposant essentiellement sur les Coelentérés (Méduses et Siphonophores).*

SUMMARY

*A seasonal sampling program undertaken in the indo-australian waters has revealed a remarkable abundance of Amphipods of the Family Phronimidae. 88 samples were collected during the night with an Isaacs-Kidd Midwater Trawl.*

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

Except *Phronima affinis*, all known species are here reported on. Populations of great density are observed in both the tropical and the subtropical subsurface, low oxygen, water bodies. *P. sedentaria*, *P. atlantica*, *P. stebbingi* and *Phronimella elongata* are dominant forms and occur concurrently in either water masses. On the contrary, *P. pacifica*, *P. curvipes* and *P. solitaria* are present mainly in the tropical layers, while *P. colletti* is found exclusively in the subtropical habitat.

Data on the reproductive cycles show different features between the species. In the E. Indian waters, evidences suggest that *P. sedentaria*, *P. solitaria*, *P. pacifica*, and *Phronimella elongata* may present a high reproductive activity during the spring months and, later, a recrudescence, much weaker, during the autumn months. Both propagations are dependent on the « biological seasons » of the sea which take place at different periods of the year in relation to the latitude. On the other hand, in tropical layers, *P. atlantica*, *P. stebbingi* and *P. curvipes* may breed during all the year.

It is considered that *Phronimids*, as a whole, are omnivorous in food habits. Stomach contents of Indian Ocean specimens, with a dominance of nematocysts, indicate a diet chiefly composed of *Coelenterales* (*Medusae* and *Siphonophorae*).

## INTRODUCTION

Parmi les Amphipodes pélagiques, la famille des *Phronimidae* est signalée des eaux tropicales et tempérées de tous les océans. De nombreuses localisations ont été obtenues grâce aux grandes expéditions océanographiques, mais on note, malgré tout, une insuffisance de données pour certaines aires géographiques. D'autre part, l'absence de répétitions périodiques des investigations dans les zones explorées ne permet pas une interprétation aisée des phénomènes saisonniers. A cet égard, la réalisation d'un programme de prélèvements échelonnés sur une année environ, dans les eaux du Bassin indo-australien, était susceptible de conduire à des résultats inédits concernant la biologie et l'écologie des *Phronimidae*.

De 1962 à 1963, six croisières furent exécutées tous les 2 mois environ, le long du méridien 110° E, par la Division of Fisheries and Oceanography du CSIRO\* avec la collaboration du Laboratoire d'Océanographie du Centre O.R.S.T.O.M. de Nouméa (Nouvelle-Calédonie).

Les opérations de macroplanctonologie furent dirigées durant chaque croisière par l'un des Océanographes suivants : M. LEGAND, B. WAUTHY, R. DESROSIÈRES, Y. MAGNIER et J. P. FAGET.

En ce qui concerne les *Phronimidae*, la collecte d'environ 4.200 spécimens, a permis la localisation de 8 espèces ainsi que l'établissement des distributions d'abondance dans le temps et dans l'espace. Les phénomènes saisonniers et les cycles de maturation sexuelle ont également été précisés en fonction des propriétés physico-chimiques des masses océaniques dans lesquelles s'exerçait l'activité biologique. Des cas de variations géographiques dans les caractères spécifiques ayant été signalés par les auteurs, la recherche de différences morphologiques d'ordre régional a été entreprise sur les populations indiennes.

### 1. MÉTHODOLOGIE

Les 6 croisières saisonnières furent exécutées par les navires de recherches australiens « HMAS. GASGOYNE » et « HMAS. DIAMANTINA ».

---

\* CSIRO : Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization.

Tous les deux mois environ, une radiale située sur le méridien 110° E était parcourue dans les deux sens de 9°30' à 32°S. Les stations de biologie furent occupées tous les 1°30' de latitude, au-dessus de fonds de 4000 à 5000 m, excepté à 9°30'S où la profondeur océanique atteignait approximativement 1200 m (fig. 1).

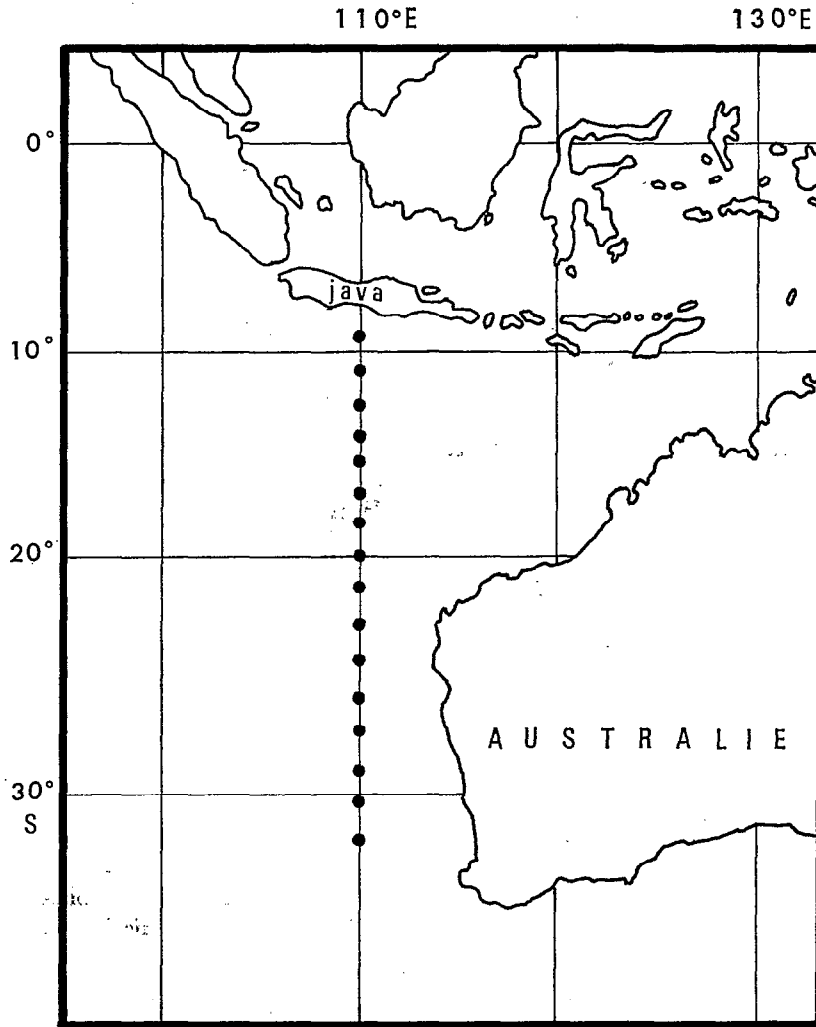


Fig. 1. — Stations de pêches au chalut Isaacs-Kidd.

Les pêches pélagiques prenaient place tous les soirs vers 21 h 40 et intéressaient la couche 0-200 m. L'engin en utilisation était un chalut Isaacs-Kidd de 1,5 m d'envergure, équipé d'un bathymètre (HAMON, TRANTER et HÉRON 1963). Le filet comportait deux parties différentes, une section principale constituée de nappes de nylon à mailles (étirées) de 12 mm, et une section terminale conique pourvue d'une gaze de mailles n° 2 (0,366 mm). La manœuvre du navire était effectuée de façon à obtenir un trait oblique du dispositif, à une vitesse d'environ 3 nœuds.

Les échantillons provenant de 88 collectes ont été fixés au formol neutre à 10 %. Les examens ont porté sur la totalité des spécimens, qui ont été séparés par un triage à la main.

Les travaux nécessitant l'intervention de données quantitatives comparables d'une collecte à l'autre, un facteur de correction a été calculé en fonction de l'importance du trajet effectué

par le chalut à chaque opération de pêche. Le résultat du comptage réalisé au niveau de l'espèce pour chaque prélèvement a été ensuite converti en une nouvelle valeur, qui représente le nombre d'individus capturés par un trait standard de 10.000 m.

Au cours des examens microscopiques, la taille des organismes a été relevée en considérant la longueur comprise entre le front et l'extrémité du telson.

## 2. CONSIDÉRATIONS SUR LA DISTRIBUTION BATHYMÉTRIQUE ET LES CONDITIONS HYDROLOGIQUES

Grâce à des séries de collectes effectuées successivement à différentes immersions, à l'aide de filets fermants, certains auteurs ont pu recueillir les données directes conduisant à la délimitation du niveau bathymétrique préférentiel des *Phronimidae*.

Pour les eaux californiennes, BRUSCA (1967a) observe que *P. sedentaria* se localise le jour entre 200 et 1.100 m de profondeur et remonte la nuit, jusqu'à 50 m de la surface. Par ailleurs, en étudiant des captures en provenance des eaux des Barbades, SHIH (1969) relève une distribution beaucoup plus superficielle. Il constate que les *Phronimidae* se réfugient au-dessous de 25 m d'immersion, le jour, et s'élèvent au-dessus de ce niveau la nuit, pour atteindre parfois la surface. Pour les eaux océaniques prises en général, cet auteur admet que ce groupe occupe la nuit les 200 à 300 premiers mètres avec de fortes concentrations entre 20 et 100 m de profondeur ; ces limites pouvant toutefois varier suivant les espèces et les zones géographiques.

Dans les eaux E. indiennes, les prélèvements ont intéressé, non sélectivement, toute l'épaisseur de la couche 0-200 m durant la période d'ascension nocturne du plancton. Par suite du caractère épipelagique des *Phronimidae* signalé par SHIH (1969), ces collectes peuvent, en conséquence, être considérées comme suffisamment représentatives de la population *in situ*. Il en résulte qu'une étude des distributions saisonnières et géographiques des espèces en rapport avec celle de la situation hydrologique prévalant à différents niveaux bathymétriques, serait susceptible de fournir des indications sur la répartition verticale des organismes. Sur le plan de la structure du milieu physique, les travaux de ROCHFORD (1969) permettent de distinguer d'une manière très schématique :

1° Au nord, vers 9°30'S, le courant côtier de Java aux eaux dessalées (34,00 ‰) et chaudes (27,5 °C) coule en surface en direction de l'est et s'établit l'été, durant la période de la mousson nord-ouest. Il repousse vers 11° S le courant sud équatorial (0-50 m) qui se dirige vers l'ouest et transporte des masses plus salées (34,50 ‰) et plus froides (26 °C). D'après les travaux de plusieurs auteurs (SOERIAATMADJA 1957, WYRTKI 1962, ROCHFORD 1962) le flanc nord de ce dernier est généralement le siège d'une divergence. Cependant, durant la période 1962-1963, les teneurs de ces eaux en éléments biogènes étaient faibles et aucun enrichissement significatif ne fut relevé (fig. 2).

2° Au sud du courant sud-équatorial, s'étendent les eaux tropicales de surface (0-50 m) dont la salinité est inférieure à 35,50 ‰ et la température supérieure à 25 °C. En automne et en hiver, elles s'étalent en direction du sud jusqu'à 20° S. On a ensuite les eaux subtropicales de surface à forte salinité (plus de 35,90 ‰) et à faible température (20 à 22 °C). Elles occupent le sud de la radiale et sont repoussées en été vers le nord jusqu'à 25° S par le courant ouest-australien.

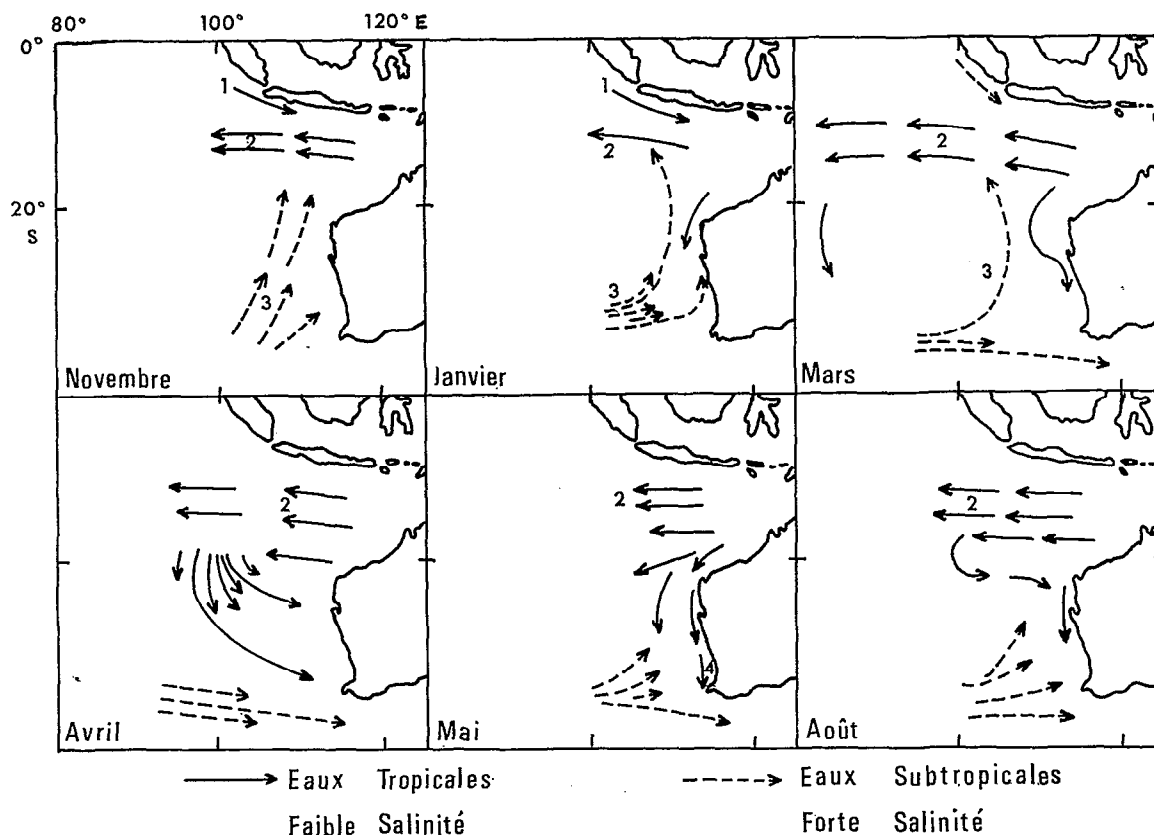


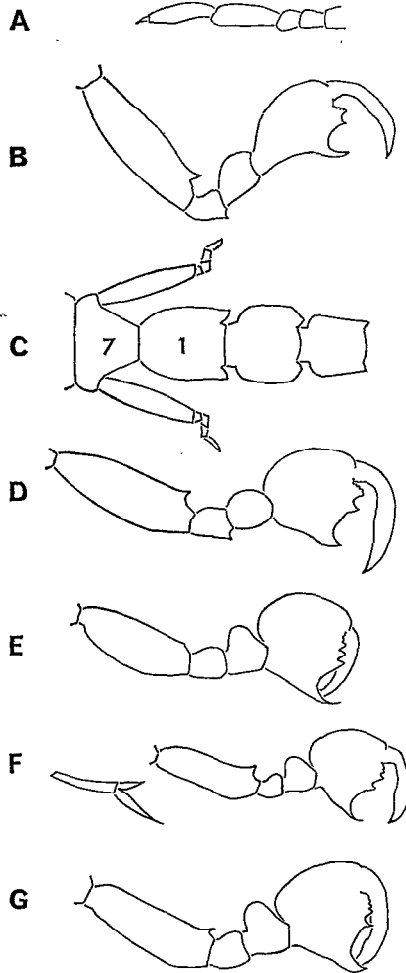
Fig. 2. — Mouvements des masses superficielles tropicales de faible salinité et subtropicales de forte salinité. 1. Courant côtier de Java ; 2. Courant sud-équatorial ; 3. Courant ouest-australien ; 4. Courant côtier australien (d'après ROCHFORD, 1969).

3° Au-dessous de ces couches, on trouve l'eau tropicale à concentration minimale d'oxygène dissous (moins de 3,50 ml/l) qui se localise dans la tranche 50-200 m et s'étend de 12° à 26° S. De janvier à mai, cette masse se déplace d'un mouvement alternatif le long d'un axe nord-sud. Au-delà de 26° S, on rencontre dans la même tranche (50-200 m) l'eau subtropicale à minimum d'oxygène dissous (fig. 3). Ces deux masses s'opposent par des différences notables dans leurs températures et leurs salinités : 20-26 °C et 34,50 ‰-35,70 ‰ pour l'eau tropicale et 15-19 °C et 35,60 ‰-35,80 ‰ pour son homologue subtropical.

4° De 200 à 500 m de profondeur, les masses tropicales profondes se répartissent de 9° à 14° S. En opposition, dans la partie sud de la radiale, les masses subtropicales (eau centrale sud indienne, eau subtropicale à concentration maximum d'oxygène dissous) se glissent sous la couche tropicale à minimum d'oxygène pour aller rencontrer les masses tropicales profondes vers 14° S.



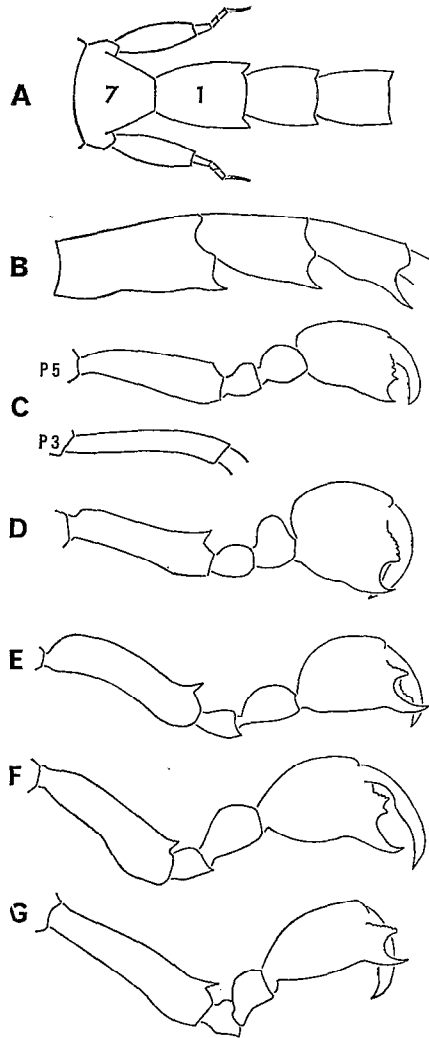
La séparation des échantillons de l'Océan Indien a cependant conduit à la conception d'une nouvelle clé qui, dans ses grandes lignes, est une adaptation de celles de STEPHENSEN et de SHIH. En outre, quelques modifications concernant des différences morphologiques d'ordre local ont dû y être apportées. Par contre, le nombre insuffisant de captures n'a pas permis de vérifications sur le plan statistique. En conséquence, la clé élaborée demeure susceptible de perfectionnements et ne prétend pas revêtir une forme définitive.



CLÉ DE DÉTERMINATION

I. Mâle.

- 1. — Antennes 2 rudimentaires..... 2
- Antennes 2 bien développées.... 3
- 2. — Périopodes 1 et 2 : Carpe sans processus distal. Carpe du P. 5 à bord palmaire avec encoche et un tubercule, dent antérieure au tubercule absente. Bord antérieur du carpe faisant un angle droit avec le bord palmaire. Taille : 8 mm..... *P. affinis* (A)
- Périopodes 1 et 2 : carpe avec processus distal. Carpe du P. 5 triangulaire, bord palmaire avec encoche, une dent antérieure et un tubercule. Taille : 12 mm..... *P. sedentaria* (B)
- 3. — Segment 7 du mésosome plus court que le segment 1 du métasome. Taille : 7 mm..... *P. stebbingi* (C)
- Segment 7 du mésosome plus long que le segment 1 du métasome.... 4
- 4. — Propode du P. 5 plus long que le bord palmaire. Article méral du P. 5 plus long que large. Taille : 10 mm..... *P. atlantica* (D)
- Propode du P. 5 aussi long que le bord palmaire du carpe..... 5
- 5. — Bord antérieur du basis du P. 5 à forte convexité, pointe postéro-distale absente (spécimens de l'E. indien) ou rudimentaire. Rames de l'uropode 2 égales. Taille : 7 mm..... *P. colletti* (E)
- Pointe postéro-distale du basis du P. 5 bien distincte..... 6
- 6. — Processus du carpe du P. 1 peu développé. Rame interne de l'U. 2 inférieure ou égale aux deux tiers de la longueur de la rame externe. Taille : 9 mm..... *P. curvipes* (F)
- Processus du carpe du P. 1 bien développé. Rame interne de l'U. 2 subégale à la rame externe ou supérieure aux deux tiers. Taille : 8 mm..... *P. pacifica* (G)



## II. Femelle.

1. — Segment 7 du mésosome plus court que segment 1 du métasome.  
Taille : 9 mm..... *P. stebbingi* (A)
- Segment 7 du mésosome plus long que segment 1 du métasome. 2
2. — Angles latéro-postérieurs des segments du métasome terminés par une longue pointe. Carpe du P. 5 très allongé, processus angulaire long, propode avec tubercule médian prononcé et beaucoup plus long que le bord palmaire.  
Taille : 30 à 40 mm..... *P. sedentaria* (B)
- Angles latéro-postérieurs des segments du métasome arrondis avec une pointe très courte..... 3
3. — Basis du P. 5 plus court que celui du P. 3. Pointe postéro-distale du basis absente ou peu prononcée. Carpe beaucoup plus long que large, bord palmaire à 3 ou 4 dents, propode aussi long que le bord palmaire.  
Taille : 9 mm..... *P. colletti* (C)
- Basis du P. 5 de même longueur ou plus long que celui du P. 3. Pointe distale postérieure du basis toujours présente..... 4
4. — Article méral du P. 5 très dilaté, plus large que long.  
Taille : 11 mm..... *P. pacifica* (D)
- Article méral du P. 5 plus long que large..... 5
5. — Bord postérieur du basis du P. 5 courbé en S renversé.  
Taille : 16 mm..... *P. curvipes* (E)
- Bord postérieur du basis du P. 5 plus ou moins rectiligne..... 6
6. — Bord palmaire du carpe du P. 5 avec un tubercule bifide.  
Taille : 25 mm..... *P. atlantica* (F)
- Bord palmaire du carpe du P. 5 avec un tubercule très développé dépassant l'épaisseur du propode. Carpe très allongé.  
Taille : 22 mm..... *P. solitaria* (G)

3.1. *Phronima sedentaria* (Forskål) 1775.

*P. sedentaria*. STEBBING 1888, Pt 2, pp. 1357-61, pl. 162 B. BOVALLIUS 1889, pp. 354-69, pl. 16, fig. 1-3. VOSSELER 1901, p. 14, pl. 1, fig. 1. STEPHENSEN 1924, pp. 114-21, fig. 50-51, carte 15.



CHEVREUX et FAGE 1925, pp. 392-5, fig. 396. SCHELLENBERG 1927, pp. 639-41, fig. 44. PIRLOT 1930, pp. 12-14. BARNARD 1930, p. 422 ; 1932, pp. 283-4 ; 1937 p. 185. REID 1955, pp. 19-22. HURLEY 1956, p. 16 ; 1960, p. 280. FURNESTIN 1960, p. 190. KANE 1962, p. 305. SIEGFRIED 1963, p. 9. SHIH 1963, pp. 2-5, fig. 7a-7d. BRUSCA 1967a, pp. 389-390 ; 1967b, p. 454. SHIH 1969, pp. 10-14, fig. 1a-m.

L'analyse des pêches a permis d'isoler 540 *P. sedentaria*. On compte 192 mâles pour 348 femelles. L'application du test du  $\chi^2$  montre une dominance très significative des femelles ( $\chi^2 = 45$  ;  $P < 1 \text{ ‰}$ ).

### 3.1.1. MORPHOLOGIE.

Les antennes 2 du mâle sont rudimentaires et autorisent une identification sans équivoque. Par ailleurs, la présence d'un processus au carpe des péréiopodes 1 et 2 permet de séparer les individus de cette espèce de ceux de *P. affinis*.

Le diagnostic de la femelle peut également être prononcé avec certitude grâce aux longues pointes qui ornent les bords latéro-postérieurs des segments du métasome. Les péréiopodes sont longs et grêles. Chez le jeune, l'article basal du P. 5 présente une pointe distale sur le bord antérieur. Celle-ci disparaît au cours de la croissance et seule subsiste la pointe postérieure. Le carpe du P. 5 est très caractéristique. Le bord antérieur est beaucoup plus long que son homologue postérieur et le processus angulaire est très allongé. Le propode est beaucoup plus long que le bord palmaire et possède un tubercule bien développé sur son bord interne.

Les tailles maxima relevées sont de 11,5 mm pour les mâles et 30 mm pour les femelles.

### 3.1.2. RÉPARTITION ANNUELLE.

*P. sedentaria* est particulièrement fréquente dans les eaux indo-australiennes. Sur 88 traits de chalut, on dénombre 75 pêches positives soit un pourcentage de 89 %.

La représentation graphique de l'abondance moyenne calculée sur l'ensemble des collectes de chaque radiale permet de suivre l'évolution saisonnière de l'espèce (pl. I fig. A). De l'hiver au printemps, une colonisation intense des eaux provoque une montée rapide des valeurs qui vont culminer avec une population représentant 28 % de l'effectif annuel. A cette période de prolifération fait suite une chute accentuée des fréquences qui se maintiennent, durant tout l'été, entre 3 et 5 %. En automne, on voit apparaître un relèvement de la densité du peuplement qui annonce la propagation de l'hiver suivant.

### 3.1.3. CYCLE GÉNITAL.

Afin de définir le cycle génital de *P. sedentaria* dans les eaux indo-australiennes, l'étude du comportement saisonnier des femelles reposera sur les critères suivants :

- Taille à maturité sexuelle ;
- Évolution saisonnière des jeunes et des adultes ;
- Composition de la population ;
- Fluctuations de la taille moyenne ;
- Périodes de reproduction.

#### 3.1.3.1. Taille à maturité sexuelle.

Dans les eaux orientales de l'Océan Indien, la taille à maturité sexuelle chez les femelles de *P. sedentaria* est atteinte dès 14 mm (tableau I). D'autre part, les pontes sont observées pour des individus de 17 mm. STEPHENSEN (1924) et BARNARD (1932) signalent des ovigères de 26 à 36 mm dans l'Atlantique. FAGE (1960) constate une réduction de la taille associée à une précocité sexuelle chez les Oxycephalides de l'Océan Indien par rapport à leurs congénères de l'Atlantique. Il en déduit une relation avec la plus faible salinité des eaux indiennes. Il semble que l'on soit en présence d'une situation analogue pour *P. sedentaria*.

TABLEAU I. — *P. sedentaria*. Taille à maturité sexuelle (110° E)

Latitude	Date	Tailles en mm	
		Ovaires mûrs	Ovigères
24° 30' S	22. 8.62	22-23	
15° 33' S	25. 8.62	25	
12° 34' S	26. 8.62	17-?	
14° S	9. 9.62		17
29° S	14. 9.62		30
31° 57' S	16.10.62		29
30° 30' S	17.10.62	13-24-25	
15° 30' S	22.10.62	18	
12° 38' S	23.10.62		24-24
32° S	26. 4.63	23	
23° S	30. 5.63	25	
24° 30' S	13. 7.63	24-26	
9° 30' S	18. 7.63	19	
14° S	5. 8.63	14,5	18
26° S	8. 8.63	27	
27° S	9. 8.63	24-24-27-28	

### 3.1.3.2. Évolution saisonnière des jeunes et des adultes.

Le graphique A de la planche II représente les fluctuations saisonnières de deux lots de femelles : les adultes mesurant plus de 14 mm et les stades immatures ayant une taille inférieure. Comme pour l'étude de la répartition annuelle de l'abondance, chaque pourcentage fait intervenir l'ensemble des captures obtenues lors d'un parcours de la radiale. Par ailleurs, les rencontres de femelles à maturité sexuelle permettent d'y délimiter les périodes de maturation des ovules ou de ponte. En hiver, on peut mentionner des relations directes entre les deux groupes dont les abondances progressent lentement. Au printemps, au contraire, on note des relations inverses qui indiquent des pontes très actives. Le taux des jeunes augmente rapidement tandis que les adultes régressent graduellement. Les deux pics d'abondance sont donc décalés dans le temps, celui des reproducteurs précédant celui des jeunes. En été, il y a arrêt des phénomènes sexuels et réduction de l'abondance chez les formes juvéniles du fait de différentes actions : dispersion, prédation, mortalité post-natale élevée et passage dans le stock des adultes par suite d'une croissance rapide. Durant cette saison, on ne relève pratiquement aucun changement chez les éléments âgés qui ne vont pas tarder à prédominer à nouveau. Avec la poussée automnale du plancton, surviennent des femelles à maturité ovarienne dont les pontes se traduiront par une progression de la densité des jeunes. Les conditions écologiques hivernales n'étant pas aussi favorables que celles du printemps, les éclosions sont plus modérées et la croissance plus lente. Les deux lots augmentent donc simultanément et l'on retrouve la répartition de l'hiver précédent avec des relations directes.

### 3.1.3.3. Composition de la population (fig. 4).

Les diagrammes de tailles sont établis pour chacune des 6 croisières saisonnières et correspondent à l'ensemble des collectes effectuées dans la zone d'étude (9° à 32° S).

L'histogramme G4 de l'hiver 1962 montre une population âgée avec un mode à 14 mm (taille de première maturité sexuelle). Les éléments reproducteurs sont prépondérants et les ovigères indiquent que les pontes ont déjà pris place.

Au printemps, la taille modale tombe à 6 mm par suite de l'arrivée massive de jeunes qui représentent jusqu'à 77 % de l'effectif saisonnier (histogramme Dm4).

En été, on traverse une période de sommeil sexuel avec des collectes très faibles. Le développement des jeunes fait progresser la taille modale à 12 mm (histogrammes G1 et Dm1).

En automne, la croissance se poursuit avec un pic à 16 mm. Simultanément, le réveil de l'activité génitale provoque le retour des stades juvéniles (histogramme Dm2).

Durant l'hiver, cette situation s'affirme par une progression parallèle des jeunes et des reproducteurs (histogramme Dm3).

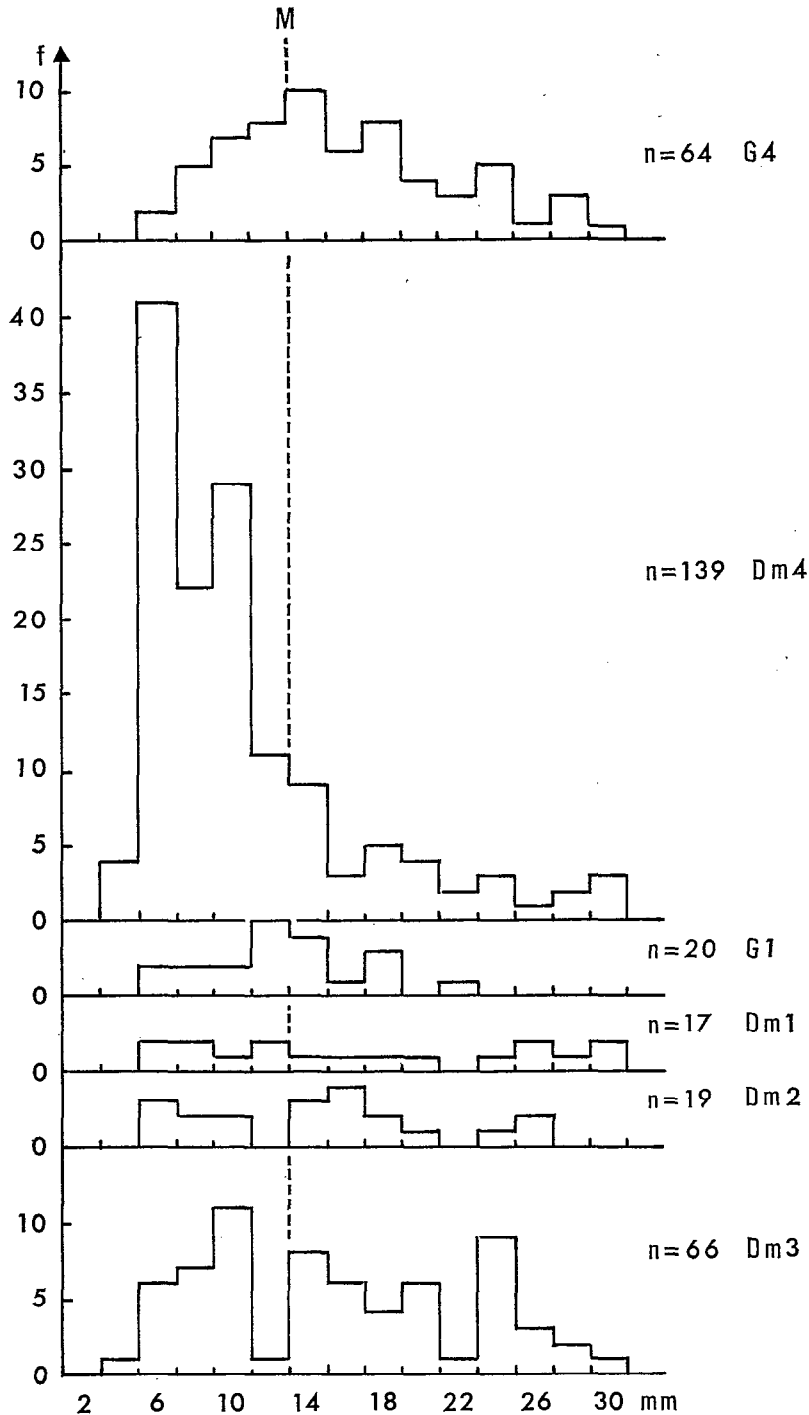


Fig. 4. — *P. sedentaria*. Composition saisonnière de la population femelle. M : taille à maturité sexuelle.

#### 3.1.3.4. Fluctuations de la taille moyenne.

On peut remarquer sur le graphique A (pl. III) des variations en concordance avec les périodes de reproduction. Il y a réduction régulière de la taille moyenne (4 mm) de l'hiver au printemps par suite de pontes intensives qui entraînent une prédominance des jeunes. L'été est une période de croissance et de dispersion de ces derniers au bénéfice des adultes. On assiste alors à une augmentation de taille de 6 mm. Vient ensuite le cycle automnal, et une nouvelle chute, plus modérée (2 mm) que celle du printemps, se dessine. La fin de ce cycle se matérialise

au début de l'hiver par une légère progression de la valeur dimensionnelle (1 mm) qui se retrouve alors identique à celle de la période hivernale précédente.

### 3.1.3.5. Périodes de reproduction.

L'ensemble des observations relevées ci-dessus, montre que les phénomènes sexuels se manifestent durant une grande partie de l'année : août à octobre en 1962 et avril à août en 1963. L'absence totale d'éléments reproducteurs pendant l'été austral marque une période de repos génital. On peut donc admettre un cycle s'amorçant en automne avec l'apparition de femelles à maturité génitale, puis s'étalant sur tout l'hiver avec des pontes modérées qui atteindront leur paroxysme au printemps suivant.

TABLEAU II. — *P. sedentaria*. Périodes d'activité ovarienne

<i>P. sedentaria</i>	1962					1963							
	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A
♀ mûres	5		4						1	1		3	6
♀ ovigères			2	3									1

Cependant, si l'on considère l'activité reproductrice de *P. sedentaria* dans d'autres aires géographiques, on note que les saisons de prolifération diffèrent d'une région à l'autre. Ainsi, STEPHENSEN (1924) signale des propagations se déroulant en hiver et au printemps en Méditerranée et en baie de Cadix, et occupant, par contre, l'été et l'automne dans les eaux froides de l'Irlande. Au large de l'Amérique, dans le Pacifique nord, BRUSCA (1967b) relève une activité génitale durant l'été et l'automne. SHIH (1969) admet des phénomènes sexuels s'exerçant presque toute l'année.

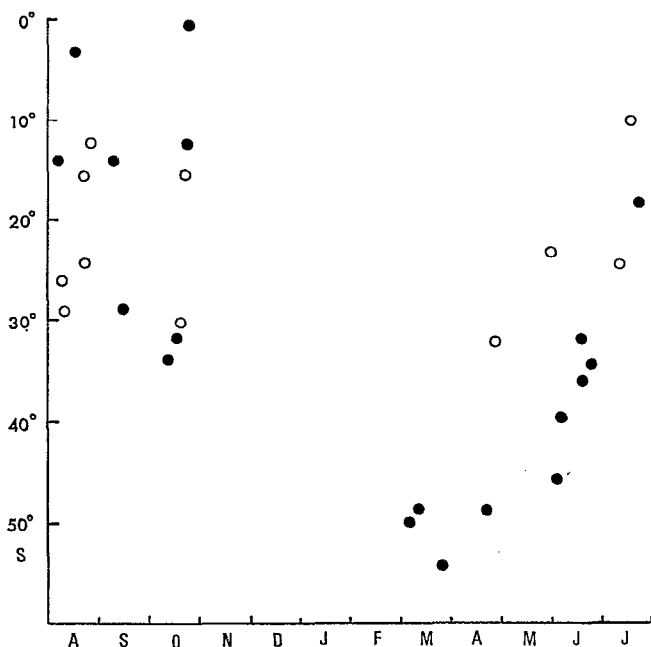


Fig. 5. — *P. sedentaria*. Reproduction dans l'hémisphère sud : ○ femelles mûres, ● femelles ovigères.

Une interprétation synthétique de ces observations peut être tentée par l'étude du graphique de la figure 5 qui constitue un inventaire des éléments reproducteurs relevés dans l'est indien, ainsi que dans le reste de l'hémisphère sud par compilation des résultats émanant des grandes expéditions (tableau III). Sur cette figure, on peut distinguer deux périodes de propagation qui se prolongent plus ou moins suivant la latitude et qui se manifestent à des époques différentes de l'année par l'apparition de femelles gravides. Dans les eaux froides subantarctiques, on note un cycle reproducteur qui se réalise en automne, consécutivement à la seconde poussée planctonique annuelle. Plus au nord, en zone subtropicale, ce cycle automnal avance dans le calendrier pour se développer en hiver. Dans ces mêmes régions, se déclare au printemps une activité

ovarienne concomitante de la première poussée du plancton. Lorsque l'on pénètre dans les masses tropicales, les deux propagations printanière et automnale, en s'étalant dans le temps et en se

décalant dans le calendrier, finissent par fusionner pour s'étendre de l'automne jusqu'au printemps. Malgré l'absence de données pour le printemps en zone subantarctique (40° S), une confrontation avec les travaux de BOGOROV (1941) sur les « saisons biologiques » dans les océans, montre que la cyclisation de la reproduction chez *P. sedentaria* est commandée, dans une forte mesure, par les événements climatiques du milieu. On peut ainsi constater que le « printemps biologiques » (première poussée planctonique) prend place : l'été dans les eaux arctiques ou antarctiques, au printemps dans les mers tempérées et en hiver sous les Tropiques. De même, « l'automne biologique » (2<sup>e</sup> poussée) subit un transfert dans le temps, de l'été à l'automne, lorsque l'on va des hautes aux basses latitudes. Au pôle et à l'équateur, « le printemps et l'automne biologique » vont se confondre et l'on n'aura plus qu'une seule poussée annuelle du plancton.

Par ailleurs, l'importance de ces « saisons biologiques » varie également en fonction de la latitude. A cet égard, les durées du « printemps et de l'automne biologiques » augmentent progressivement des masses polaires à celles de l'équateur.

TABLEAU III. — *P. sedentaria*. Périodes de reproduction dans l'hémisphère Sud (d'après STEBBING 1888 et BARNARD 1930 et 1932)

Expédition	Position	Date	Collectes
<i>Challenger</i>	50° 01' S – 123° 04' E	7. 3.1874	1 ♀ ovigère
	48° 18' S – 130° 04' E	9-10. 3.1874	1 ♀ dans un tonnelet avec des jeunes.
<i>Terra Nova</i>	00° 48' S – 126° 58' E	13.10.1874	1 ♀ avec des jeunes.
	Iles Campbell	26. 3.1912	2 ♀ dans des tonnelets avec des jeunes.
<i>Discovery</i>	39° 50' S – 36° 23' W	5. 6.1926	1 ♀ et des jeunes.
	32° 45' S – 8° 47' W	18. 6.1926	3 ♀ dans des tonnelets et des jeunes.
	33° 50' à 34° 13' S 16° 04' à 15° 49' E	14.10.1926	1 ♀ ovigère de 31 mm. 1 ♀ avec des jeunes dans le marsupium.
	46° 56' S – 46° 03' W	2. 6.1927	2 tonnelets avec des jeunes.
	36° 09' S – 5° 33' W	17. 6.1927	1 ♀ avec des jeunes dans le marsupium. 2 tonnelets avec des jeunes.
	35° 04' S – 2° 59' E	21. 6.1927	1 tonnelet avec des jeunes.
	18° 37' S – 10° 46' E 2° 43' S – 00° 56' W	25. 7.1927 16. 8.1927	1 tonnelet avec des jeunes. 1 ♀ ovigère de 27 mm.
<i>William Scoresby</i>	48° 50' S – 64° 24' W	24. 4.1927	2 tonnelets avec des jeunes. 1 ♀ dans un tonnelet avec des jeunes.

### 3.1.4. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE.

Cette espèce est signalée dans tous les océans du monde ainsi que dans la Méditerranée. Dans l'Atlantique, de nombreuses localisations la situent entre 60° N et 50° S. Dans le Pacifique, elle est surtout connue en bordure des continents de 40° N à 55° S. Les eaux indiennes de l'équateur et celles au large du continent africain, où elle peut s'étendre jusqu'à 45° S, constituent également des aires de prédilection. Les pêches exécutées dans la région indo-australienne montrent une répartition tout le long de la radiale de 9° à 32° S. On peut également y relever deux zones de concentration : la première, avec des densités importantes, entre 11° et 17° S et la seconde, moins riche de 29° à 32° S (fig. 6).

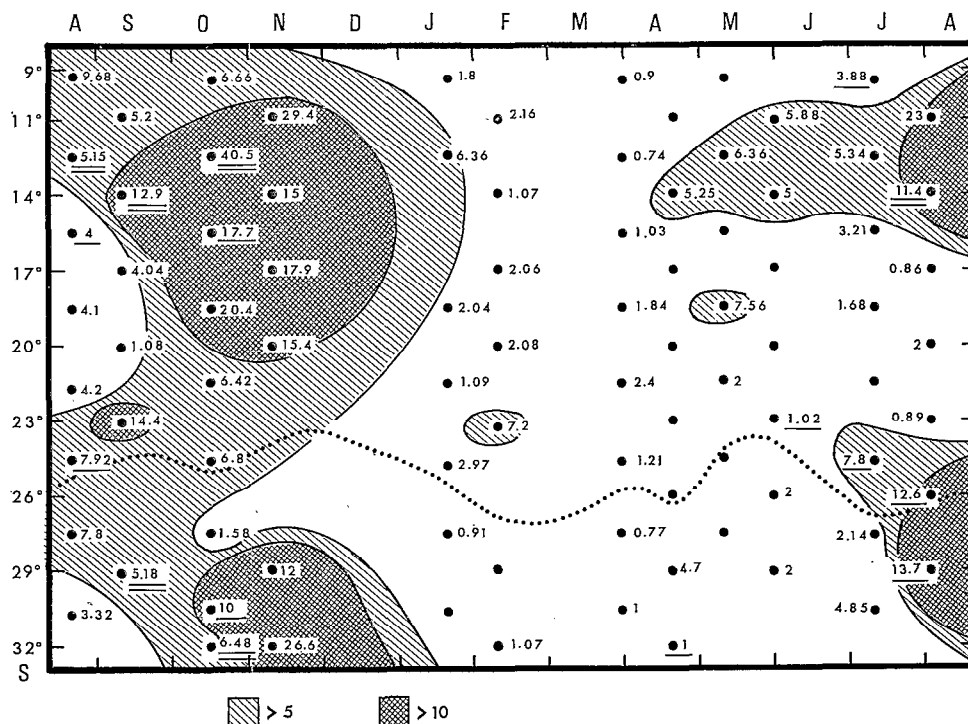


Fig. 6. — *P. sedentaria*. Répartition saisonnière latitudinale; valeurs soulignées : — présence de femelles mûres ; = présence de femelles ovigères ; . . . . limite des eaux tropicale et subtropicale à teneur minimale en oxygène dissous.

Si l'on se reporte à la structure hydrologique des 500 premiers mètres du secteur prospecté, on peut constater qu'elles occupent respectivement les eaux tropicale et subtropicale de subsurface à concentration minimale d'oxygène dissous et que l'étendue qui les sépare, où les prises sont généralement très pauvres, se trouve en rapport avec la zone de contact de ces deux masses (23° à 26° S).

Ces concentrations prennent naissance, simultanément dans ces deux unités hydrologiques, au cours de la poussée printanière du zooplancton. Elles disparaissent l'été par suite de la dispersion de l'espèce et de l'arrêt de la reproduction. Une recrudescence se matérialise en automne avec la reprise de l'activité ovarienne, et l'hiver voit la formation de deux nouveaux groupes distincts occupant les mêmes masses qu'au printemps précédent. On peut remarquer que la population des eaux tropicales chaudes et dessalées est toujours plus dense que celle des masses subtropicales plus froides et plus salées.

### 3.2. *Phronima atlantica* Guérin 1836.

*P. atlantica*. STEBBING 1888, pp. 1351-2, pl. 160. BOVALLIUS 1889, pp. 374-7, pl. 16, fig. 19-26. VOSELER 1901, p. 21, pl. 2, fig. 1-10. STEPHENSEN 1924, pp. 121-5, carte 16. CHEVREUX et FAGE 1925, pp. 395-6, fig. 397. SCHELLENBERG 1927, pp. 641-3, fig. 45. BARNARD 1930, p. 422 ; 1932, p. 285 ; 1937, p. 185. PIRLOT 1930, p. 14. REID 1955, p. 20. FURNESTIN 1957, p. 46. SIEGFRIED 1963, p. 9. SHIH et DUNBAR 1963, pp. 2-5, fig. 2a-2d. SHIH 1969, pp. 14-16, fig. 2a-k.

Les pêches effectuées dans le Bassin indo-australien ont livré 686 spécimens, comprenant 324 mâles et 362 femelles. Le test du  $\chi^2$  indique un sex ratio conforme à la proportion théorique ( $\chi^2 = 2,10$  ;  $P > 10$  %).

## 3.2.1. MORPHOLOGIE.

Le mâle possède deux paires d'antennes bien développées. Le péréiopode 5 a ses différents articles dilatés. Le carpe du P. 5 est à peine plus long que large. Le processus angulaire est recourbé et assez court. Le bord palmaire présente un tubercule médian avec deux dents distinctes. Sa longueur est inférieure à celle du propode.

Chez la femelle, le P. 5, assez semblable à celui du mâle, en diffère cependant par un carpe plus allongé et d'allure triangulaire. Le bord palmaire est également pourvu d'un tubercule bifide. La longueur du propode est nettement supérieure à celle du bord palmaire.

Les tailles maxima relevées sont de 8,5 mm pour les mâles et de 21 mm pour les femelles.

## 3.2.3. RÉPARTITION ANNUELLE.

*P. atlantica* est très commune dans la zone prospectée. Pour l'ensemble des pêches, on compte 91 % de collectes positives.

Le polygone de l'abondance moyenne par radiale montre des variations considérables d'une saison à l'autre (pl. I, fig. B). En hiver, on relève une progression rapide des fréquences qui vont atteindre leur apogée au printemps. L'été suivant, l'effectif subit une réduction importante qui témoigne d'une activité génitale très modérée. Durant l'automne, cette situation persiste et les densités s'affaiblissent encore plus. Ce n'est qu'avec l'arrivée de l'hiver qu'une recrudescence apparaîtra et annoncera le retour du repeuplement printanier.

## 3.2.4. CYCLE GÉNITAL.

L'étude du cycle génital de cette espèce sera basée sur les mêmes critères que ceux considérés pour *P. sedentaria*. Toutefois, grâce à l'abondance suffisante des mâles dans les collectes, nous pourrions également y inclure l'examen des variations saisonnières du sex ratio.

## 3.2.4.1. Taille à maturité sexuelle.

STEPHENSEN (1924) observe des femelles ovigères de 15 à 17 mm dans l'Atlantique et de 11 à 14 mm dans la Méditerranée. Les tailles relevées sur notre matériel sont sensiblement identiques : 11,5 à 19 mm. Nous retiendrons pour la première maturité sexuelle une valeur de 11 mm.

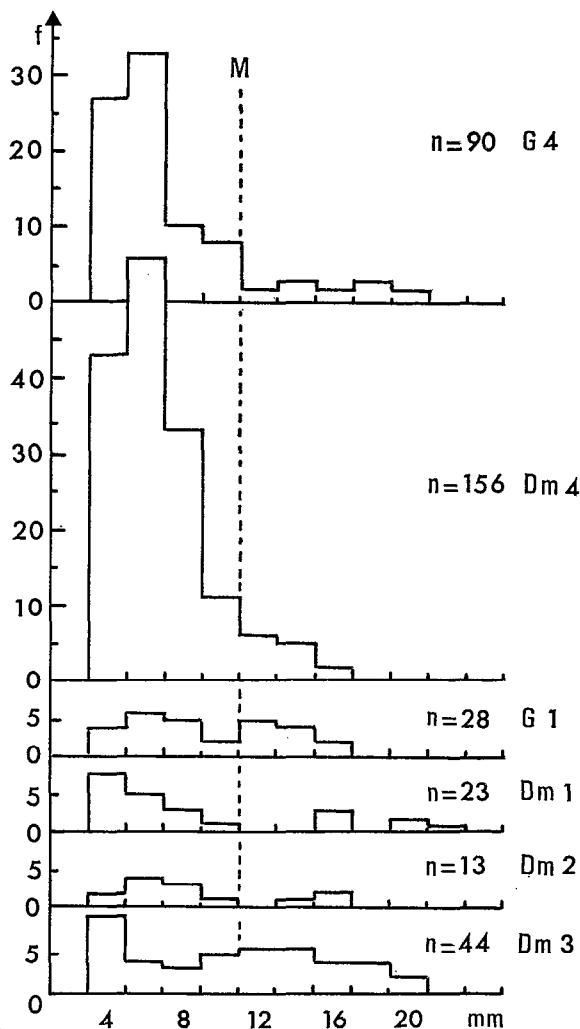
TABLEAU IV. — *P. atlantica*. Taille à maturité sexuelle (110° E)

Latitude	Date	Tailles en mm	
		Ovaires mûrs	Ovigères
14° S	9. 9.62	14	
30° 30' S	17.10.62	11,5-12	
27° 30' S	18.10.62	11-13,5-14	
11° S	8. 2.63	14	
14° S	9. 2.63	11,5	
32° S	15. 2.63	14,5	
14° S	20. 4.63		19
24° 30' S	13. 7.63		16
12° 30' S	17. 7.63		19
29° S	9. 8.63		16

### 3.2.4.2. Évolution saisonnière des jeunes et des adultes.

La séparation de la population en deux lots répartis suivant le critère de la taille à première maturité sexuelle permet d'interpréter les fluctuations saisonnières conjointement aux périodes de reproduction (pl. II, fig. B). L'hiver, on observe l'apparition de femelles en activité ovarienne ainsi qu'une progression numérique simultanée dans les deux groupes, avec une très nette prédominance des jeunes. Au printemps, les reproducteurs régressent tandis que les formes juvéniles continuent à affluer. Ces relations inverses entraînent un décalage dans le temps des pics d'abondance. Elles sont l'indice d'une multiplication dont le terme est imminent. A la saison suivante, on observe une très forte chute dans l'effectif des jeunes. D'autre part, les croissances font passer une partie d'entre eux dans le stock des adultes dont la densité va augmenter à nouveau. A ce moment, des pontes estivales se produisent et provoquent un relèvement du taux des individus peu âgés. L'été écoulé, des phénomènes analogues à ceux de l'intersaison précédente prennent place. Le lot des formes immatures s'appauvrit en faveur de celui des reproducteurs. Puis viennent les pontes automnales qui sont à l'origine d'un nouveau cycle. L'hiver, la montée parallèle des effectifs dans les deux groupes ainsi que le retour des femelles ovigères annoncent la phase préparatoire de la propagation principale de l'année (hiver et printemps).

### 3.2.4.3. Composition saisonnière de la population.



En raison de l'écart important des valeurs métriques entre les deux sexes et de l'insuffisance du nombre de mâles, seules les femelles seront considérées dans l'étude des fréquences de tailles (fig. 7).

L'histogramme G 4 de l'hiver 1962 montre une population très jeune avec un mode à 6 mm. Les individus n'ayant pas atteint la maturité sexuelle représentent 87 % de l'effectif. Les pontes se sont donc déjà réalisées et la propagation est en cours.

Au printemps (histogramme Dm4), cette situation va s'amplifier fortement. La classe modale n'a pas changé, mais le taux des formes immatures s'élève maintenant à 92 % de la population. Les reproducteurs âgés disparaissent et la dimension maximale passe de 20 à 16 mm.

En été, outre la considérable réduction des fréquences, le graphique G 1 montre la présence de 2 lots : les jeunes provenant des pontes estivales et les adultes qui se maintiennent numériquement. On peut noter que cette répartition se fait de part et d'autre de la taille de première maturité sexuelle (11 mm).

Fig. 7. — *P. atlantica*. Composition saisonnière de la population femelle. M ; taille à maturité sexuelle.



Cette hétérogénéité s'accroît au cours de l'automne (histogramme Dm1) par suite de la croissance des reproducteurs et d'un nouveau cycle sexuel qui assure un recrutement de jeunes (taille modale à 4 mm).

En hiver, cette bimodalité se conserve grâce à l'ouverture d'un nouveau cycle génital dont les effets assez modérés permettent aux formes juvéniles et âgées de s'équilibrer quantitativement.

3.2.4.4. *Fluctuations de la taille moyenne.*

Les tailles moyennes sont calculées séparément pour les deux sexes et concernent l'ensemble des collectes de l'un ou des deux parcours saisonniers de la radiale. Les mâles et les femelles présentent des variations parallèles en synchronisme très net avec les périodes d'activité sexuelle (pl. III, fig. B). Chacune d'elles est précédée d'une phase de progression des valeurs dimensionnelles due à la réduction de l'importance des stades juvéniles et à la croissance de l'ensemble des individus. En revanche, après chaque propagation, on note une régression résultant de l'admission d'un lot de jeunes.

3.2.4.5. *Sex ratio.*

Le graphique de la figure 8 met en évidence des variations du sex ratio ( $\frac{\delta}{\varphi}$ ) en concordance avec les périodes d'activité ovarienne. Lors de chaque ponte, on assiste à une disparition des mâles. Après les éclosions, la libération de jeunes individus ramène la proportion des sexes à sa valeur théorique, égale à l'unité. Le test du  $\chi^2$  appliqué aux données relatives aux différentes

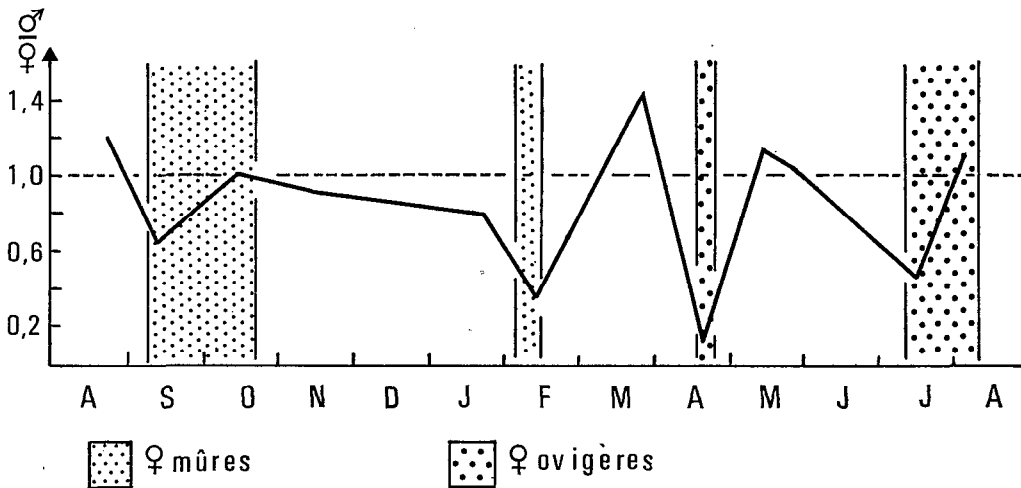


Fig. 8. — *P. atlantica*. Variations du sex ratio.

TABLEAU V. — *P. atlantica*. Sex ratio. Test de  $\chi^2$

Mois	♂	♀	C	O-C	(O-C) <sup>2</sup>	$\frac{(O-C)^2}{C}$	$\chi^2$	P
Septembre.....	35	53	44	9	81	1,84	3,68	≈ 6 %
Février.....	7	18	12,5	5,5	30,25	2,42	4,84	< 5 %
Avril.....	1	9	5	4	16	3,20	6,4	< 5 %
Juillet.....	8	17	12,5	4,5	19,36	1,55	3,10	< 8 %

C = effectif calculé  
O = effectif observé

propagations témoigne d'une réduction significative du pourcentage des mâles en été et en automne. Au printemps et en hiver, le seuil de signification de 5 % est légèrement dépassé par suite de l'incorporation, très récente, de mâles de la nouvelle génération au stock des adultes. Il semble que la longévité chez les mâles soit nettement inférieure à celle des femelles et que le taux de mortalité soit plus élevé après la phase de fécondation.

### 3.2.4.6. Périodes de reproduction.

De l'analyse des pêches du « Thor », STEPHENSEN (1924) admet que *P. atlantica* se reproduit au printemps et en été dans l'Atlantique nord et durant toute l'année en Méditerranée. BARNARD (1932) relève des propagations en hiver et en été. VOSSELER (1901) pense que l'on aurait deux cycles annuels.

Dans l'est indien, l'étude quantitative des populations et du comportement saisonnier des femelles, en particulier, permet de présumer de l'existence de plusieurs multiplications annuelles. On peut songer à un cycle principal occupant l'hiver-printemps suivi de deux cycles secondaires s'exerçant en été et en automne.

TABLEAU VI. — *P. atlantica*. Périodes d'activité ovarienne

<i>P. atlantica</i>	1962	1963
	A S O N D	J F M A M J J A
♀ mûres	1 5	3
♀ ovigères		1 2 1

### 3.2.5. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE.

*P. atlantica* est l'espèce la plus répandue et la plus abondante. Elle hante les eaux tempérées et tropicales de tous les océans. Elle est également signalée en Méditerranée, en mer Rouge et même dans l'Antarctique. Cette distribution très étendue est l'indice d'une tolérance écologique élevée.

Dans le Bassin indo-australien, elle prolifère dans toute l'étendue prospectée et y détermine, comme *P. sedentaria*, deux aires de propagation séparées par la zone de contact (23° à 26° S) des eaux tropicale et subtropicale de subsurface. La première qui s'étend de 11° à 23° S est le siège de multiplications actives en hiver et au printemps. L'été et l'automne, malgré la survivance de femelles gravides, sont des saisons de régression des populations en surface et en densité (fig. 9).

A partir de 26° S, se localise le groupe subtropical qui se présente, durant le printemps, comme le centre de gravité d'une zone de prolifération débordant l'extrémité sud de la radiale.

Contrairement à *P. sedentaria*, cette espèce ne semble pas réaliser des cycles génitaux identiques dans les deux unités hydrologiques considérées. C'est ainsi que l'on peut relever dans les eaux subtropicales :

1. un arrêt de l'activité ovarienne en automne ;
2. un retard dans l'apparition des phénomènes sexuels au printemps par rapport à ceux des eaux tropicales ;
3. une prolifération très active au printemps et en hiver qui donne la prédominance numérique au groupe subtropical.

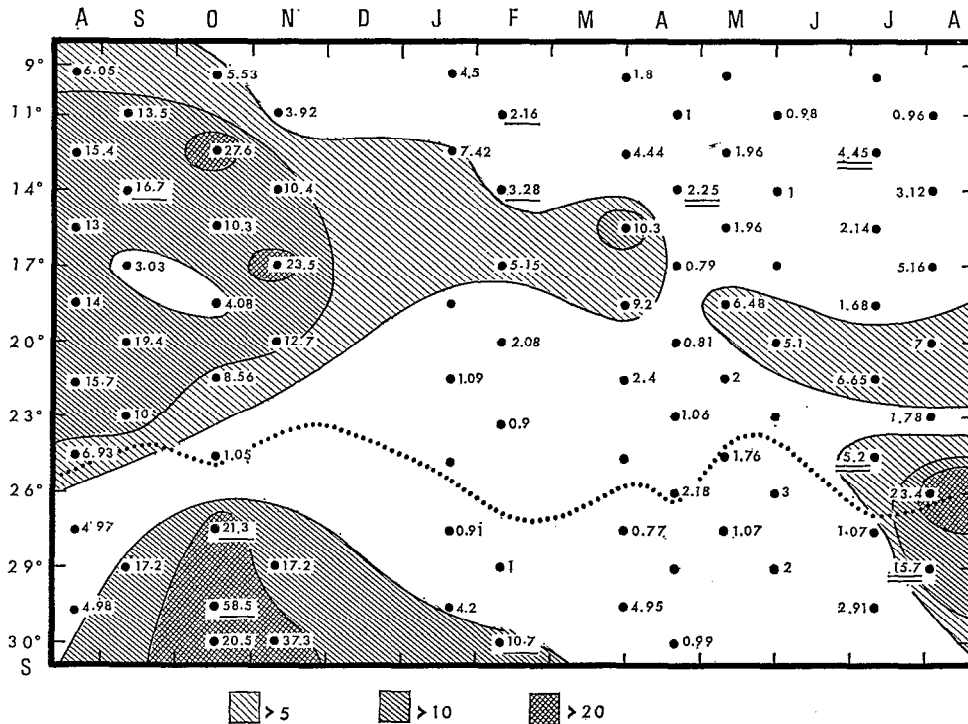


Fig. 9. — *P. atlantica*. Répartition saisonnière latitudinale; valeurs soulignées : — présence de femelles mûres ; = présence de femelles ovigères ; ... limite des eaux tropicale et subtropicale à teneur minimale en oxygène dissous.

En milieu tropical plus chaud, on a donc des phases de multiplications plus nombreuses mais d'intensité réduite, tandis que dans les masses subtropicales le déphasage et la réduction du nombre de cycles sont compensés par des reproductions d'amplitude plus élevée.

### 3.3. *Phronima solitaria* Guérin 1836.

*P. megalodus*. STEBBING 1888, p. 1353, pl. 162, fig. A.

*P. solitaria*. BOVALLIUS 1889, pp. 372-3, pl. 16, fig. 4-7.

*P. atlantica* var. *solitaria*. VOSSELER 1901, p. 23, pl. 2, fig. 5. STEPHENSEN 1924, pp. 125-6. BARNARD 1930, p. 423 ; 1937, p. 186. SIEGFRIED 1963, p. 9. SHIH et DUNBAR 1963, pp. 2-5, fig. 2e et 2f.

*P. solitaria*. SHIH 1969, pp. 16-18, fig. 3a-d.

Comparativement aux autres espèces *P. solitaria* est très peu représentée dans l'est de l'Océan Indien. Les 88 pêches n'ont livré que 82 spécimens, soit moins d'un individu par trait. Aucun mâle n'a pu être trouvé.

#### 3.3.1. REMARQUES TAXONOMIQUES.

VOSSELER (1901), relevant des similitudes dans les caractères morphologiques et biométriques de *P. atlantica* et de *P. solitaria*, a considéré cette dernière comme une variété de *P. atlantica*.

SHIH (1969) remarque que des analogies équivalentes peuvent également être signalées entre *P. solitaria* et d'autres espèces telles que *P. pacifica* et *P. curvipes*. De plus, il constate qu'elle est observée dans tous les océans, au même titre que toutes les autres espèces du genre. Il pense donc « raisonnable » de restituer à cette forme son statut spécifique.

## 3.3.2. MORPHOLOGIE.

Le mâle de cette espèce est inconnu.

La femelle, bien que différant assez peu de celle de *P. atlantica*, s'en distingue toutefois par la forme du carpe du péréiopode 5, qui est très allongé. Le processus angulaire est bien développé et le tubercule, très caractéristique chez les adultes, se transforme en une longue dent crénelée qui peut dépasser l'épaisseur du propode.

La taille maximum relevée est de 22 mm.

## 3.3.3. RÉPARTITION ANNUELLE.

Cette espèce est beaucoup moins fréquente que les précédentes (49 % de pêches positives).

L'examen du polygone d'abondance montre une prolifération principale durant l'hiver. La dispersion de l'espèce prend place au cours du printemps et de l'été. Les fréquences tombent alors à 4 %. En automne, la situation s'améliore légèrement avec l'apparition d'une nouvelle propagation qui précède celle de l'hiver suivant (pl. I, fig. C).

## 3.3.4. CYCLE GÉNITAL.

## 3.3.4.1. Taille à maturité sexuelle.

Les femelles ovigères peuvent atteindre une assez grande taille : 17 à 20 mm. Les individus identifiés en Mer Rouge par BARNARD (1937) mesuraient de 13 à 14 mm, tandis que celui trouvé dans l'Atlantique par SIEGFRIED (1963) avait une longueur de 17 mm. Le matériel de l'Océan Indien montre une taille à la première maturité sexuelle beaucoup plus restreinte : 10 à 12 mm.

TABLEAU VII. — *P. solitaria*. Maturité sexuelle (110° E)

Latitude S	Date	Taille en mm	
		♀ mères	♀ ovigères
27° 30'	21. 8.62		17
10° 58'	8. 9.62		12
23°	12. 9.62		12,5-?
21° 30'	20.10.62	20	
29°	25. 4.63		20
18° 30'	12. 5.63	17	15
15° 30'	13. 5.63		14,5
12° 30'	14. 5.63		15,5
17°	28. 5.63		10-?
21° 30'	14. 7.63		20-12,5
17°	5. 8.63		16
29°	9. 8.63	17,5	17-19

## 3.3.4.2. Périodes de reproduction.

Le calendrier de l'activité sexuelle chez *P. solitaria* est pratiquement inconnu. BARNARD (1937) signale deux femelles ovigères en hiver dans la Mer Rouge. SIEGFRIED (1963) mentionne la prise d'une troisième femelle porteuse d'œufs dans le marsupium, au mois de décembre, dans l'Atlantique Sud par 33°05' S et 14°47' E.

Dans les eaux E. indiennes, l'évolution quantitative de la population ainsi que le relevé

des individus à ovaires mûrs ou ovigères montrent que cette espèce possède un cycle automnal juxtaposé à celui de l'hiver. L'été est une période stérile durant laquelle les éléments en activité génitale font complètement défaut.

Bien que présentant une certaine affinité morphologique avec *P. atlantica*, cette espèce semble, par contre, manifester sur le plan de la cyclisation de la reproduction un rapport plus étroit avec *P. sedentaria*. En effet, nous avons vu, ci-dessus, une propagation annuelle s'étendant de l'automne au printemps pour *P. sedentaria*, tandis que *P. atlantica* était dotée de 3 cycles successifs plus ou moins longs et échelonnés sur toute l'année. Cette observation vient donc consolider la proposition de SHIH (1969) au titre du statut spécifique de *P. solitaria*.

TABLEAU VIII. — *P. solitaria*. Périodes d'activité ovarienne

<i>P. solitaria</i>	1962					1963							
	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A
♀ mûres	1	3							1	5	2	3	
♀ ovigères			1							1		1	

3.3.5. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE.

On ne possède que très peu de données concernant les localisations de cette espèce. Dans l'Atlantique oriental, on la connaît de 40° N au Cap de Bonne Espérance. Elle se rencontre égale-

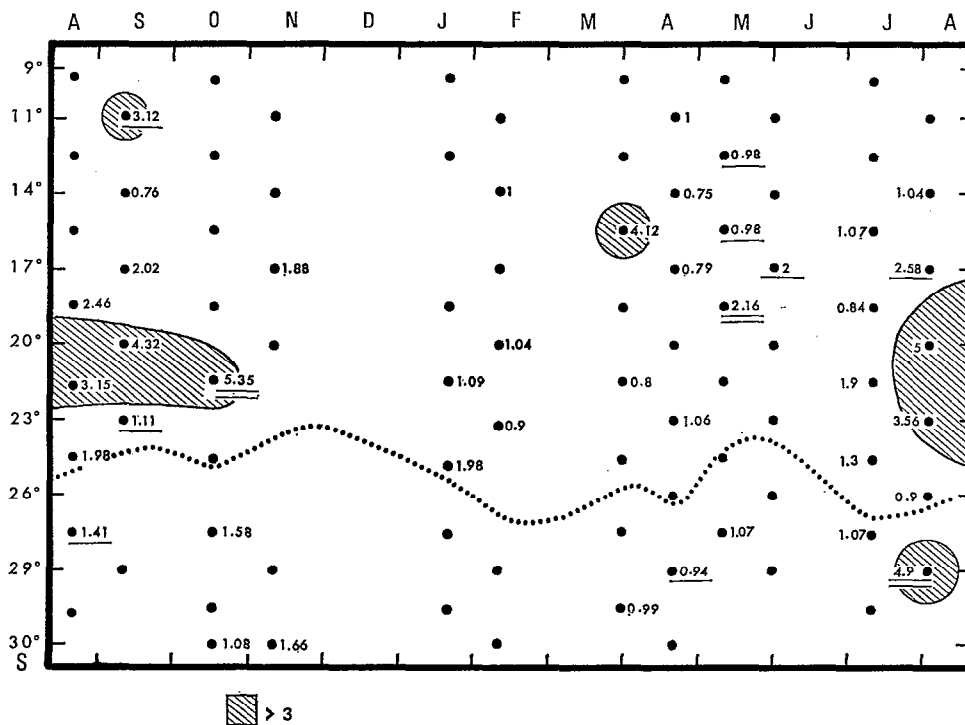


Fig. 10. — *P. solitaria*. Répartition saisonnière latitudinale; valeurs soulignées : — présence de femelles mûres ; = présence de femelles ovigères ; .... limite des eaux tropicale et subtropicale à teneur minimale en oxygène dissous.

ment en Méditerranée et en Mer Rouge. Elle est aussi capturée dans le Pacifique central et occidental, mais absente des eaux américaines. Dans l'Océan Indien, on ne relève que quelques prises le long du continent africain ainsi que dans les eaux malaises. Les pêches réalisées sur le méridien 110° E, montrent sa présence en chacune des 16 stations de la radiale de 9° à 32° S. Par contre, les collectes sont toujours quantitativement très faibles. La partie médiane de la radiale est, cependant, la zone la plus fréquentée.

Les faibles densités de cette espèce dans les pêches ne permettent pas la délimitation de groupes écologiques. Cependant, on peut relever une plus grande richesse pour les eaux tropicales ainsi que des pontes intéressantes aussi bien les masses tropicales que subtropicales de l'automne au printemps (fig. 10).

### 3.4. *Phronima pacifica* Streets 1877.

*P. pacifica*. VOSSELER 1901, pp. 29-32, pl. 3, fig. 4-7. BARNARD 1930, p. 423 ; 1932, p. 285. SIEGFRIED 1963, p. 9. STEPHENSEN 1924, p. 130. SHIH et DUNBAR 1963, pp. 2-5, fig. 6. SHIH 1969, pp. 18-21, fig. 4a-i.

Dans les eaux E. indiennes, cette espèce est assez peu abondante. Les captures comprennent 60 mâles pour 143 femelles. L'excès des femelles est très significatif ( $\chi^2 = 34$  ;  $P < 1 \text{ ‰}$ ).

#### 3.4.1. MORPHOLOGIE.

Le premier mâle de *P. pacifica* fut reconnu par STREETS (1882). VOSSELER (1901) identifia également un spécimen en provenance de l'Atlantique équatorial. Malgré tout, ces exemplaires ne permirent pas l'élaboration d'une diagnose utilisable pour l'identification des échantillons. SHIH (1969), à l'aide du matériel plus abondant livré par les expéditions du « Dana » de 1920 à 1930, est parvenu à en faire une nouvelle description.

Nous ne citerons donc que les principaux caractères différentiels établis par SHIH, auxquels seront associées quelques remarques morphologiques émanant de l'examen de nos spécimens. Néanmoins, la séparation du mâle de *P. pacifica* restera délicate du fait de sa grande similitude avec ceux de *P. curvipes* et *P. colletti*\*

Chez le mâle de *P. pacifica*, le processus du carpe du péréiopode 1 est bien développé (fig. 11). La dent postéro-distale du basis du P. 5 est bien distincte. L'article méral et le carpe sont plus

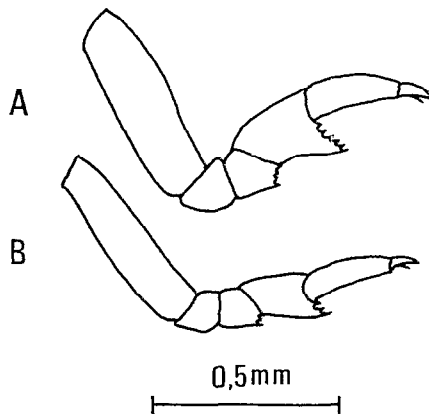


Fig. 11. — Péréiopodes 1 des mâles de : A. *P. pacifica*, B. *P. curvipes*.

larges que longs. Notons que les mensurations du carpe doivent s'effectuer en considération, d'une part, de la longueur du bord antérieur, depuis l'articulation supérieure jusqu'à l'extrémité du processus angulaire et d'autre part, de la plus grande dimension transversale dans un plan horizontal. Le bord palmaire du carpe du P. 5 possède une encoche, une dent antérieure et un tubercule peu prononcé dont le premier denticule, plus développé, se détache des trois suivants. La longueur du propode est sensiblement égale à celle du bord palmaire. Les deux rames de l'uropode 2 sont de même longueur.

La femelle se caractérise aisément par son péréiopode 5 qui possède un basis rectiligne, plus large à son extrémité distale, un article méral très dilaté, plus large que long et un carpe quadrangulaire. Comme pour le mâle, le propode ne dépasse pas le niveau du processus angulaire. La tête longue et aplatie permet une discrimination avec les stades jeunes de *P. curvipes* dont le front est plus arrondi.

\* Les remerciements de l'auteur vont à Ph. LAVAL, Station Zoologique de Villefranche-sur-mer, qui a très obligeamment prêté son concours à l'identification des mâles de ces trois espèces.

Les tailles maxima relevées sont de 7 mm pour le mâle et de 10 mm pour la femelle.

### 3.4.2. RÉPARTITION ANNUELLE.

Le décompte des pêches positives (76 %) montre que cette espèce est bien représentée dans les masses indo-australiennes.

L'étude du diagramme de l'abondance saisonnière révèle une expansion notable du peuplement au printemps. L'été est une période de régression tandis que l'automne voit se profiler une recrudescence modérée. Cette nouvelle situation ne dure pas longtemps et l'hiver se caractérise par les fréquences les plus faibles de l'année (pl. I, fig. D).

### 3.4.3. CYCLE GÉNITAL.

#### 3.4.3.1. Taille à maturité sexuelle.

On ne possède que très peu d'indications sur la taille à maturité sexuelle de cette espèce. Dans l'Atlantique, STEPHENSEN (1924) a pu relever une femelle de 11 mm avec des oostégites bien développés. Dans les eaux indo-australiennes, l'activité ovarienne s'observe chez environ 10 % des femelles capturées. Les individus mesurent de 5,5 à 10 mm de long.

TABLEAU IX. — *P. pacifica*. Taille à maturité sexuelle (110° E)

Latitude	Date	Tailles en mm	
		Ovaires mûrs	Ovigères
21° 45' S	23. 8.62		6,5
12° 34' S	26. 8.62		7
9° 17' S	27. 8.62		8
17° S	10. 9.62		9,5
27° 30' S	18.10.62		8
24° 30' S	19.10.62		7
18° 30' S	21.10.62		7,5
17° S	6.11.62		7
20° S	7.11.62		6
21° 30' S	2. 4.63	9	
15° 30' S	4. 4.63		5,5
14° S	20. 4.63		7
14° S	27. 5.63	7,5	5,5
30° 30' S	11. 7.63	10	

#### 3.4.3.2. Évolution saisonnière des jeunes et des adultes.

Le critère de la taille à première maturité sexuelle permet la séparation de la population en deux lots pour lesquels le graphique C de la planche II met en lumière des comportements en rapport avec les saisons. Comme pour *P. sedentaria* et *P. atlantica*, on remarque, au printemps et en automne, des relations inverses dans les fluctuations des deux groupes, conjuguées à un déphasage dans le temps des pics d'abondance, celui des adultes précédant celui des formes immatures. D'autre part, ce processus se déroule en synchronisme avec les périodes de reproduction délimitées par l'inventaire des femelles gravides. Ceci fait songer, d'une part, à un cycle principal se matérialisant par des pontes massives au printemps et, d'autre part, à un cycle automnal, témoin d'une propagation plus modérée. Entre ces deux saisons, s'écoule la période estivale

dont la stérilité se caractérise par des relations directes dans les évolutions quantitatives des deux populations, qui sont alors dépourvues d'éléments en activité génitale.

Par ailleurs, quelques pontes résiduelles très brèves sont observées durant l'intersaison automne-hiver.

### 3.4.3.3. Fluctuations de la taille moyenne.

L'examen des tailles moyennes (pl. III, fig. C) fait apparaître des variations saisonnières en accord avec les périodes de propagation observées ci-dessus.

L'incorporation de stades juvéniles au cours de chaque cycle sexuel entraîne la réduction de la longueur moyenne calculée sur l'ensemble des collectes d'un parcours de la radiale. Ensuite, succède une période de croissance des individus et de diminution de l'importance du lot des jeunes. La taille moyenne va donc progresser à nouveau jusqu'à l'ouverture du cycle suivant au cours duquel ces phénomènes se répèteront.

### 3.4.3.4. Périodes de reproduction.

Les femelles ovigères ou retenant des embryons dans la poche incubatrice se rencontrent principalement en hiver et au printemps. Leur absence est très nette l'été et leur réapparition en avril-mai présage l'ouverture du cycle automnal. Notons, que dans les eaux plus chaudes des Barbades, SHIH (1969) signale la présence de femelles en activité ovarienne à toutes les saisons.

TABLEAU X. — *P. pacifica*. Périodes d'activité ovarienne

<i>P. pacifica</i>	1962	1963
	A S O N D	J F M A M J J A
♀ mûres		1 1 1
♀ ovigères	3 1 3 2	2 1

### 3.4.4. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE.

Tout en étant beaucoup plus abondante que *P. solitaria*, cette espèce en possède sensiblement la même distribution dans l'Atlantique et l'Océan Indien. Dans le Pacifique, elle occupe les eaux occidentales ainsi que celles de l'équateur au large de l'Amérique.

Sa répartition saisonnière dans le Bassin indo-australien est nettement tropicale. La prospection de la partie sud de la radiale (23° à 32° S) indique une grande pauvreté de l'espèce qui peut, malgré tout, hanter sporadiquement toutes les latitudes.

Dans les eaux tropicales, la propagation apparaît dès la fin de l'hiver et connaît un développement maximum au printemps. Durant cette période, on peut localiser une aire de pontes et de fortes densités de 17° à 18°30' S. L'été, on assiste à une suspension de l'activité génitale associée à une régression de l'espèce. En automne, de nouvelles proliférations se déclarent, un peu plus au nord, vers 14°-15° S, mais les abondances restent faibles et l'hiver suivant verra la disparition de ce noyau de propagation (fig. 12).



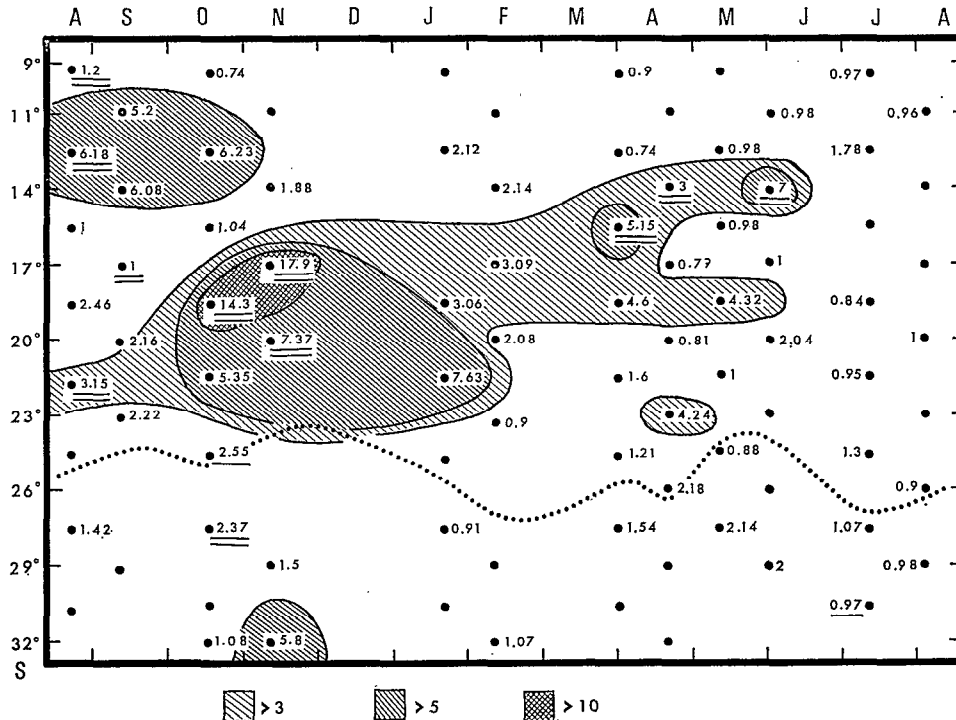


Fig. 12. — *P. pacifica*. Répartition saisonnière latitudinale; valeurs soulignées : — présence de femelles mûres ; = présence de femelles ovigères ; ... limite des eaux tropicale et subtropicale à teneur minimale en oxygène dissous.

### 3.5. *Phronima curvipes* Vosseler 1901.

*P. curvipes*. VOSSELER 1901, pp. 27-29, pl. 3, fig. 1-3. STEPHENSEN 1924, pp. 126-7, fig. 53, carte 17. BARNARD 1932, p. 285. SHIH et DUNBAR 1963, pp. 1-5, fig. 4a-4b. LAVAL 1968, pp. 347-62, fig. 1-3, pl. 1 et 2. SHIH 1969, p. 26, fig. 6a-g.

Les collectes exécutées dans les eaux indo-australiennes renferment 247 spécimens, parmi lesquels on peut dénombrer 81 mâles et 166 femelles. Le test du  $\chi^2$  appliqué au calcul du sex ratio indique un taux, très significatif, en faveur des femelles ( $\chi^2 = 29$  ;  $P < 1\%$ ).

#### 3.5.1. MORPHOLOGIE.

La première reconnaissance du mâle de *P. curvipes* est due à MOGK (1927), qui isola quelques spécimens de récoltes effectuées dans l'Atlantique équatorial. Malheureusement, l'absence d'élément adulte dans ce matériel ne permit pas de dégager de caractères d'identification utilisables. LAVAL (1968) réussit à étudier un couple vivant et à en décrire le mâle adulte. Une nouvelle diagnose fut ensuite fournie par SHIH (1969) qui travailla sur des captures plus abondantes en provenance de la même aire de prélèvements, dans l'Atlantique, que celle relative aux exemplaires de MOGK.

Nous nous bornerons donc à citer les principaux caractères différentiels permettant de discriminer ces mâles de ceux, morphologiquement très voisins, de *P. pacifica* et *P. colleti*. L'examen des exemplaires capturés dans l'est indien montre que le processus du carpe du périopode 1 est beaucoup moins important que celui de *P. pacifica* (fig. 11). Le bord postérieur de l'article basal du P. 5 est légèrement incurvé en S renversé. Le mérus et le carpe du P. 5 sont plus

larges que longs. Le bord palmaire du carpe comprend une encoche, une dent antérieure et un tubercule à denticulations contiguës. La longueur du propode est sensiblement égale à celle du bord palmaire. La rame interne de l'uropode 2 est inférieure aux 2/3 de la longueur de la rame externe.

La femelle, comme le mâle, possède au P. 5 un basis dont le bord postérieur est incurvé en S renversé. Ce caractère est très apparent chez les adultes. Le mérus est arrondi et le carpe plus long que large. Le bord palmaire comprend une encoche et un tubercule bien développé à denticulations distinctes. La tête est beaucoup plus arrondie que celle de *P. pacifica*.

Les tailles maxima relevées sont de 6 mm pour le mâle et de 15,5 mm pour la femelle.

### 3.5.2. RÉPARTITION ANNUELLE.

Cette espèce est capturée assez fréquemment dans la région prospectée. Les collectes positives atteignent un pourcentage de 61 %.

Contrairement aux formes précédentes, on observe une population qui se maintient durant une grande partie de l'année avec des variations d'abondance de faible amplitude. L'été n'est pas une saison morte et les densités les plus faibles ne sont relevées que durant l'hiver (pl. I, fig. E).

### 3.5.3. CYCLE GÉNITAL.

#### 3.5.3.1. Taille à maturité sexuelle.

STEPHENSEN (1924) signale la capture, en Méditerranée, de femelles ovigères de 9 à 11 mm. Les tailles observées sur nos exemplaires de l'Océan Indien sont équivalentes et s'échelonnent de 9 à 14 mm. Il semble que l'activité ovarienne se déclenche dès la taille de 9 mm.

TABLEAU XI. — *P. curvipes*. Taille à maturité sexuelle (110° E)

Latitude	Date	Taille en mm	
		Ovaires mûrs	Ovigères
30° 42' S	20. 8.62	11	
18° 30' S	24. 8.62	11	
14° S	5.11.62		11,5
20° S	7.11.62		13-13
18° 30' S	23. 1.63		10
17° S	10. 2.63	12-?	
23° 10' S	12. 2.63	11	12,5
21° 30' S	2. 4.63	13	
9° 30' S	6. 4.63	14	
14° S	20. 4.63	10-10-10,5	13-13
17° S	21. 4.63	12	
20° S	22. 4.63		11
21° 30' S	11. 5.63		11,5
18° 30' S	12. 5.63		13,5
26° S	31. 5.63		11
9° 30' S	18. 7.63		9
11° S	3. 8.63	10,5	12
29° S	9. 8.63		11

3.5.3.2. *Évolution saisonnière des jeunes et des adultes.*

La taille de première maturité sexuelle, déterminée ci-dessus, permet de séparer les femelles de *P. curvipes* en deux lots : les adultes et les jeunes. Le graphique D de la planche II est établi à partir des prises moyennes obtenues à chaque parcours de la radiale. Comme pour toutes les espèces précédentes, on y distingue un déphasage entre les pics d'abondance des reproducteurs et des stades juvéniles ainsi que des relations inverses dans leurs fluctuations durant les trois propagations qui se succèdent du printemps à l'automne. On remarque également une prédominance du lot des adultes sur celui des jeunes, qui fait songer à une croissance plus rapide durant ces trois saisons. De l'automne au début de l'hiver, les adultes sont en régression continue tandis que la persistance des phénomènes sexuels donne simultanément la supériorité numérique aux formes immatures.

3.5.3.3. *Fluctuations de la taille moyenne.*

L'étude des variations saisonnières de la taille moyenne chez les femelles fournit un graphique en dents de scie (pl. III, fig. D). Les trois cycles du printemps, de l'été et de l'automne se traduisent par trois maxima suivis chacun d'une chute de taille provoquée par l'incorporation d'une nouvelle génération de jeunes. La valeur la plus faible de l'année est atteinte au début de l'hiver et confirme la dispersion automnale des adultes ainsi que l'importance du groupe des jeunes.

3.5.3.4. *Périodes de reproduction.*

L'inventaire des femelles en activité ovarienne met en évidence un fait assez particulier : *P. curvipes* est capable de proliférer durant toutes les saisons par des pontes en chaîne. On assiste à une série de recrutements qui équilibrent les pertes de la partie survivante (mortalité, prédation, etc.) et permettent à l'effectif de se conserver numériquement. C'est ce que démontre, d'ailleurs, l'allure aplatie du polygone d'abondance ci-dessus (pl. I, fig. E).

TABLEAU XII. — *P. curvipes*. Périodes d'activité ovarienne

<i>P. curvipes</i>	1962	1963							
	A S O N D	J	F	M	A	M	J	J	A
♀ mûres	2		3	6					1
♀ ovigères		3	1	1	3	3		1	2

## 3.5.4. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE.

La distribution de *P. curvipes*, dans les mers du globe, présente de grandes analogies avec celle de *P. pacifica*, ce qui fait songer à une coexistence de ces deux formes au sein de masses océaniques communes.

Dans le Bassin indo-australien, on retrouve une cohabitation dans les eaux tropicales chaudes et dessalées de subsurface. Par contre les cycles reproducteurs y sont nettement différents et entraînent un déphasage dans les périodes de prolifération. Alors que la reproduction, chez *P. pacifica* se déclare au printemps avec une pause en été, celle de *P. curvipes* s'établit plus tardivement à la fin de cette saison et se manifeste par une chaîne de générations successives durant tout l'été et l'automne. Il en résulte une concentration qui occupe, d'une manière presque permanente, une zone s'étendant de 14° à 20° S. Les eaux subtropicales sont, par contre, très pauvres. L'espèce y apparaît de façon très dispersée de l'automne au printemps et y est complètement absente en été (fig. 13).

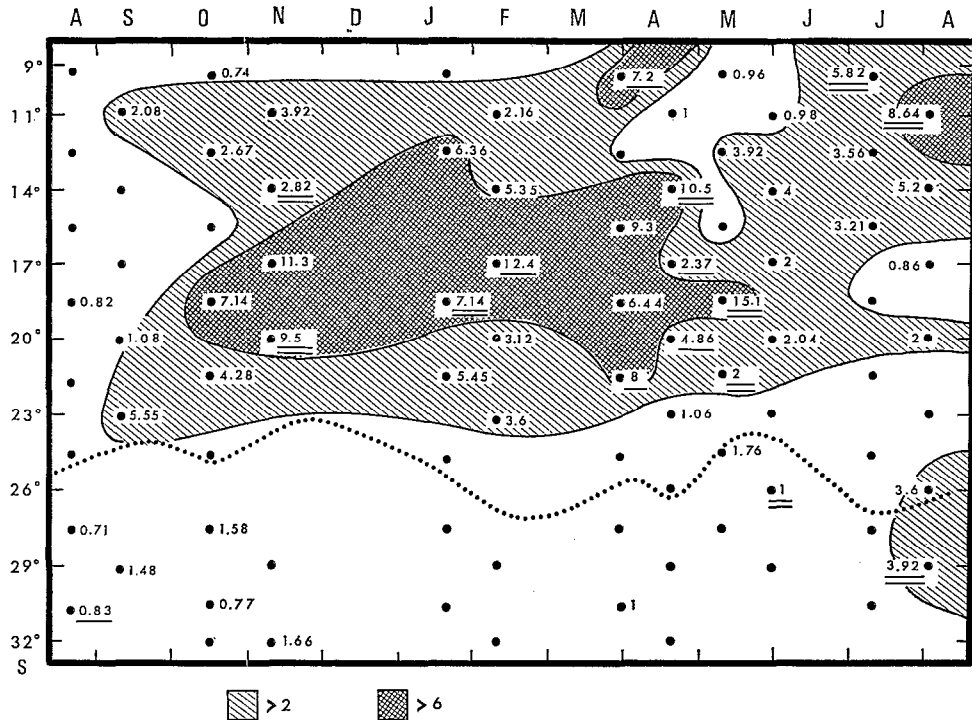


Fig. 13. — *P. curvipes*. Répartition saisonnière latitudinale; valeurs soulignées : — présence de femelles mûres ; = présence de femelles ovigères ; .... limite des eaux tropicale et subtropicale à teneur minimale en oxygène dissous.

### 3.6. *Phronima stebbingi* Vosseler 1901.

*P. stebbingi*. VOSSELER 1901, pp. 36-9, pl. 4, fig. 4-10. CHEVREUX et FAGE 1925, p. 397, fig. 399. PIRLOT 1929, pp. 115-6. REID 1955, pp. 20-1. HURLEY 1956, p. 17 ; 1960, p. 280. SHIH et DUNBAR 1963, pp. 2-5, fig. 8a-d. SHIH 1969, pp. 29-30, fig. 7.

*P. pacifica*. STEBBING 1888, p. 1348, pl. 159. BOVALLIUS 1889, pp. 382-5, pl. 16, fig. 48-50.

Cette espèce est connue de la Méditerranée ainsi que de tous les océans. En ce qui concerne les eaux indiennes, on ne possède encore que très peu de localisations. Les collectes, effectuées dans le Bassin indo-australien, ont livré 368 spécimens comprenant 97 mâles pour 271 femelles. La dominance de ces dernières est remarquable.

#### 3.6.1. MORPHOLOGIE.

L'identification de *P. stebbingi* est aisée grâce à un caractère spécifique très net qui s'est vérifié sur tous nos exemplaires. Dans les deux sexes, le segment 7 du mésosome est toujours plus court que le segment 1 du métasome. En conséquence, si on examine la face dorsale de ce segment on peut remarquer que son contour dessine un triangle équilatéral.

Les tailles maxima relevées sont de 6,6 mm pour les mâles et 7 mm pour les femelles.

#### 3.6.2. RÉPARTITION ANNUELLE.

*P. stebbingi* est très fréquente dans les eaux indo-australiennes. On y relève 70 % de pêches positives.

La propagation printanière se manifeste avec un pic d'abondance correspondant à une population atteignant 30 % de l'effectif annuel. Durant l'été et l'automne, on assiste à une déficience de l'espèce qui se traduit par des fréquences minimales. L'hiver se présente comme une saison faiblement productive avec un lent rétablissement du stock (pl. I, fig. F).

### 3.6.3. CYCLE GÉNITAL.

#### 3.6.3.1. Taille à maturité sexuelle.

La collection contient 35 spécimens à maturité sexuelle, soit 13 % du total des femelles. La plus petite femelle ovigère mesure 4,5 mm et la plus grosse 7 mm.

TABLEAU XIII. — *P. stebbingi*. Taille à maturité sexuelle (110° E)

Latitude	Date	Tailles en mm	
		Ovaires mûrs	Ovigères
29° S	14. 9.62	6	
31° 57' S	16.10.62	5	5,5
30° 30' S	17.10.62		6-6
27° 30' S	18.10.62	6-6,5	6
21° 30' S	20.10.62		5,5
18° 30' S	21.10.62	5	5,5
15° 30' S	22.10.62	5	
14° S	5.11.62		5
17° S	6.11.62	4,5-4,5	
20° S	7.11.62	5	5-5,5
29° S	10.11.62	?	5,5-7
32° S	11.11.62	5,5-5,5	6-6-6-6-6
27° 30' S	20. 1.63		5
21° 30' S	22. 1.63	5	
12° 30' S	25. 1.63		5
11° S	8. 2.63		4,5
17° S	21. 4.63	5	
23° S	7. 8.63		5,5
26° S	8. 8.63		6

#### 3.6.3.2. Évolution saisonnière des jeunes et des adultes.

La représentation graphique de l'évolution saisonnière des reproducteurs et des formes immatures est établie après répartition des femelles collectées en deux lots suivant le critère de la taille à première maturité sexuelle (pl. II, fig. E).

Le développement très rapide de cette espèce entraîne une prépondérance permanente du stock des adultes sur celui des jeunes. Les cycles évolutifs de ces deux groupes sont synchrones et entraînent des relations directes dans les variations. Contrairement aux espèces précédentes, les pics d'abondance ne sont pas décalés dans le temps.

Les densités les plus importantes sont atteintes au cours du cycle ovarien du printemps. En été, des pontes résiduelles maintiennent encore des valeurs notables. En automne et en hiver, les jeunes sont en voie de disparition presque totale tandis que les adultes manifestent encore quelques proliférations éphémères.

#### 3.6.3.3. Fluctuations de la taille moyenne.

Les variations de la taille moyenne des femelles sont en synchronisme avec les périodes d'activité sexuelle (pl. III, fig. E). La valeur minimale est atteinte après les proliférations du

printemps et de l'été. La croissance des individus, ainsi que l'absence d'un recrutement suffisant de jeunes au cours de l'automne et de l'hiver, entraînent une nouvelle progression de la taille moyenne.

### 3.6.3.4. Périodes de reproduction.

La présence des femelles en activité génitale est notable au printemps et en été. Par contre, leur rareté de l'automne à l'hiver indique des pontes aussi négligeables que fugitives.

TABLEAU XIV. — *P. stebbingi*. Périodes d'activité ovarienne

<i>P. stebbingi</i>	1962					1963							
	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A
♀ mûres	1	5	6						1		1		
♀ ovigères	6	10							2	1			2

### 3.6.4. RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE.

Cette espèce est bien représentée dans l'Atlantique de 40° N à 40° S, mais, en contrepartie, les localisations dans l'Océan Indien et le Pacifique sont extrêmement peu nombreuses. VINOGRADOV (1962b) signale une capture dans les eaux indiennes par 40° S et SHIH (1969) y mentionne quelques pêches au large du continent africain. Dans le Pacifique, on la rencontre le long des côtes japonaises et américaines et également dans les parages des îles Fidji et Tonga.

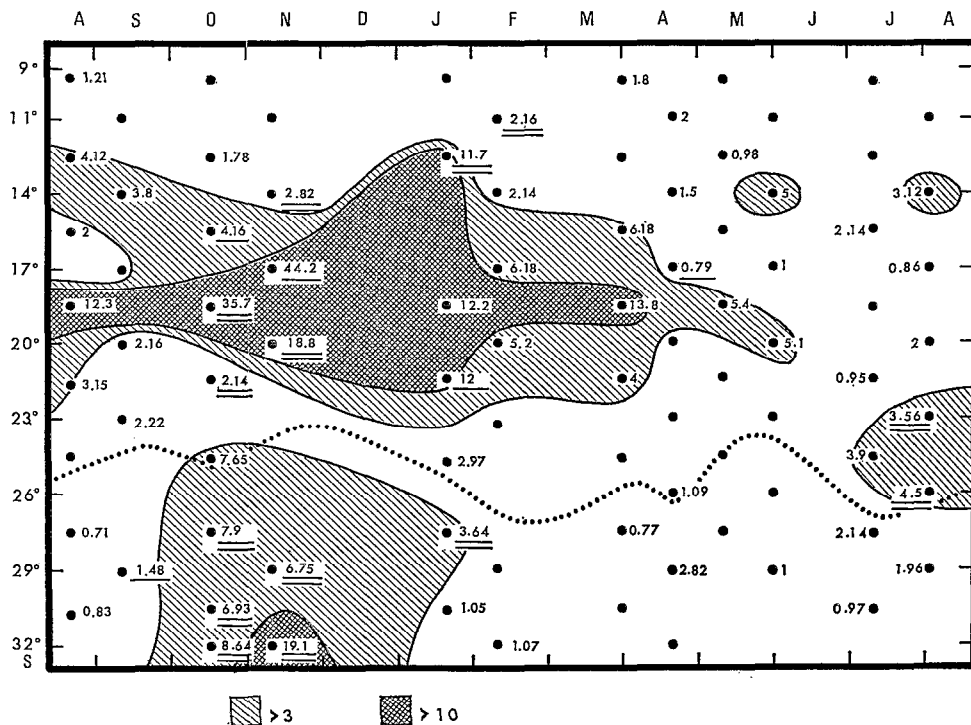


Fig. 14. — *P. stebbingi*. Répartition saisonnière latitudinale; valeurs soulignées: — présence de femelles mûres; = présence de femelles ovigères; ... limite des eaux tropicale et subtropicale à teneur minimale en oxygène dissous.

Dans les eaux indo-australiennes, cette espèce est très largement répandue tout le long de la radiale. De 15°30' à 20° S, on peut délimiter un noyau de propagation centré sur 18°30' S. De 23° à 30°30' S, la faiblesse des prises indique une zone de pauvreté qui voisine avec une seconde aire à fortes densités située par 32° de latitude sud.

La distribution saisonnière de cette espèce permet de définir, comme pour *P. sedentaria* et *P. atlantica*, deux populations se disposant de part et d'autre de la limite des eaux tropicale et subtropicale de subsurface (fig. 14). Le groupe tropical domine nettement son homologue subtropical et se maintient durant presque toute l'année. Comme pour *P. curvipes*, il est la résultante d'une multiplication en chaîne, se renouvelant à toutes les saisons. Toutefois, les propagations les plus actives se déroulent du printemps à l'été.

Dans les masses subtropicales de subsurface, on observe une seconde concentration qui se développe au printemps et disparaît au début de l'été. Le reste de l'année constitue une longue période stérile qui se résume à quelques prises parsemées.

### 3.7. *Phronima colletti* Bovallius 1887.

*P. colletti*. BOVALLIUS 1889, pp. 378-82, pl. 16, fig. 27-47. VOSSELER 1901, pp. 32-6, pl. 3, fig. 8-10. STEPHENSEN 1924, pp. 127-30, carte 18. CHEVREUX et FAGE 1925, pp. 396-7, fig. 395 et 398. PIRLOT 1930, pp. 14-5. BARNARD 1932, p. 286 ; 1937, p. 186. REID 1955, p. 20. HURLEY 1956, p. 17 ; 1960, p. 280. SHIH et DUNBAR 1963, pp. 2-5, fig. 3a-d. LAVAL 1968, p. 354, fig. 3B. SHIH 1969, pp. 21-5, fig. 5a-t.

*P. bucephala*. GILES 1887, pp. 213-17, pl. 3, fig. 1-2.

*P. colletti* est bien représentée dans l'Atlantique, alors que ses mentions dans le Pacifique et l'Océan Indien sont très disséminées. Les collectes dans les eaux indiennes sont également très pauvres. Elles se limitent à 13 mâles et 27 femelles. L'application du test du  $\chi^2$  ( $\chi^2 = 4,9$  ;  $P < 5\%$ ) montre une différence significative entre cette proportion des sexes et le sex ratio théorique. Les femelles sont donc en surnombre.

#### 3.7.1. MORPHOLOGIE.

L'identification du mâle de *P. colletti* est très délicate du fait de sa grande similitude avec ceux de *P. pacifica* et *P. curvipes*. D'autre part, SHIH (1969) signale une variabilité géographique non négligeable entraînant des différences morphologiques d'un océan à l'autre. La taille, en particulier, est plus restreinte dans l'Indo-O. Pacifique que dans l'Atlantique et dans le Pacifique oriental.

Quant aux échantillons des eaux indo-australiennes, leur nombre insuffisant n'autorise pas de conclusions définitives et les diagnoses ont reposé principalement sur le péréiopode 5 et l'uropode 2. Chez le mâle, le basis du P. 5 est dépourvu de pointe postéro-distale (exemplaires indo-australiens). L'article méral et le carpe sont à peu près aussi longs que larges. La longueur du propode est égale à celle du bord palmaire. Les deux rames de l'uropode 2 ont approximativement la même dimension.

Chez la femelle, la pointe postéro-distale du basis du P. 5 peut être soit absente, soit présente. Dans ce dernier cas, elle est rudimentaire. D'un autre côté, ce basis est beaucoup plus court que ceux des P. 3 et P. 4. En étudiant la forme atlantique, SHIH (1969) produit une figure de ce basis également dépourvu de pointe postéro-distale et plus court que ceux des P. 3 et P. 4. Par contre, pour les formes de l'Indo-O. Pacifique et du Pacifique oriental, on retrouve une pointe postéro-distale très réquie et un basis plus long que celui du P. 3. Le carpe du P. 5 est très allongé et l'extrémité du propode ne dépasse pas la dent angulaire. Les deux rames de l'uropode 2 sont de même longueur.

Les tailles maxima relevées sont de 7,5 mm pour le mâle et 8,5 mm pour la femelle.

## 3.7.2. REMARQUES BIOLOGIQUES.

Dans les eaux indo-australiennes, la présence de cette espèce n'est relevée que durant le printemps. Une propagation prend place à ce moment-là et on peut observer des femelles en activité ovarienne de 7 à 8,5 mm. La première maturité sexuelle semble apparaître dès la taille de 5 mm.

Pour les eaux de l'Atlantique, STEPHENSEN (1924) signale des phénomènes sexuels s'étalant du printemps à l'automne avec des reproducteurs de 6 à 9 mm.

SHIH (1969) mentionne des valeurs comparables pour des spécimens de l'Indo-O. Pacifique, qui mesurent de 5,5 à 9 mm.

TABLEAU XV. — *P. colletti*. Taille à maturité sexuelle (110° E)

Latitude	Date	Tailles en mm	
		♀ mûres	♀ ovigères
30° 30' S	17.10.62		7-8-8,5
27° 30' S	18.10.62		
29° S	10. 6.62	5	
32° 02' S	11.11.62	7-8-8	

## 3.7.3. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE.

La distribution géographique de cette espèce dans l'Atlantique et l'Océan Indien diffère peu de celle de *P. pacifica*. Dans le Pacifique, SHIH (1969) la localise au large de l'Amérique et du Japon ainsi que dans les eaux indonésiennes.

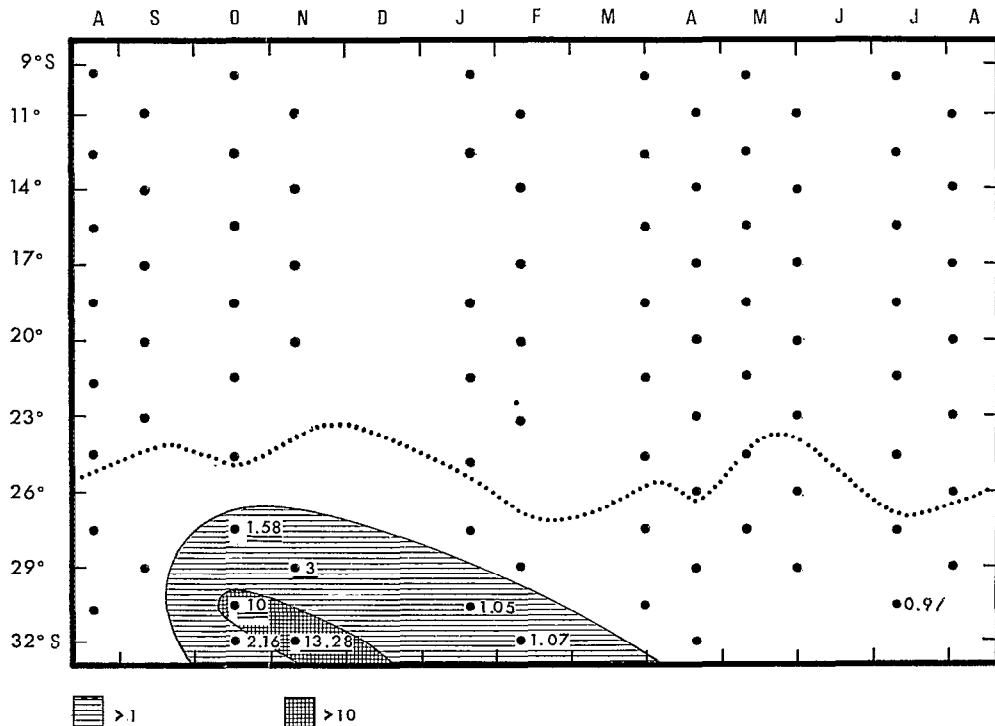


Fig. 15. — *P. colletti*. Répartition saisonnière latitudinale; valeurs soulignées : — présence de femelles mûres ; = présence de femelles ovigères ; .... limite des eaux tropicales et subtropicales à teneur minimale en oxygène dissous.



Il est surprenant de constater que cette espèce, qui est signalée de 5° N à 35° S environ dans les eaux occidentales de l'Océan Indien (SHIH 1969), soit totalement absente au nord de 26° S le long du 110° E. 67 pêches effectuées entre 9° et 26° S, échelonnées sur la plus grande partie de l'année, se sont révélées négatives. On ne la trouve que dans les masses subtropicales de la partie sud de la radiale, où elle constitue un noyau de propagation qui ne survit pas au-delà de la période printanière (fig. 15). Sa carence durant toutes les autres saisons de l'année est remarquable.

#### 4. GENRE PHRONIMELLA

##### **Phronimella elongata Claus 1862.**

*Phronimella elongata*. STEBBING 1888, pp. 1362-9, pl. 163. BOVALLIUS 1889, pp. 389-95, pl. 16, fig. 52-67. VOSSELER 1901, pp. 40-2. STEPHENSEN 1924, pp. 130-4, carte 19. CHEVREUX et FAGE 1925, pp. 398-9, fig. 400. PIRLOT 1930, pp. 15-6. BARNARD 1932, p. 286 ; 1937, p. 186. REID 1955, pp. 21-2. FURNESTIN 1960, p. 190. HURLEY 1960, p. 280. SHIH et DUNBAR 1963, pp. 2-5, fig. 9a-d. SIEGFRIED 1963, p. 9. SHIH 1969, pp. 30-2, fig. 8a-f.

Cette espèce est connue de toutes les mers du monde. La collection recueillie dans les eaux est-indiennes comprend 2.109 spécimens. On dénombre 722 mâles et 1.387 femelles, soit un sex ratio nettement en faveur de ces dernières.

##### **4.1. Morphologie.**

L'identification de cette espèce ne présentant aucune difficulté, seules quelques remarques morphologiques seront rappelées. Dans les deux sexes, le corps est extrêmement grêle et translucide. Le carpe du P. 5 est très allongé avec de fines épines sur son bord antérieur. L'uropode 2 est absent chez la femelle. SHIH (1969) signale, chez les jeunes mâles, un U. 2 apparaissant sous la forme d'une pointe unique. Chez l'adulte, l'U. 2 est pourvu d'une rame externe développée et d'une rame interne atrophiée. Cependant, cet uropode peut disparaître chez certains spécimens. Chez la femelle, SHIH (1969) retrouve un vestige de l'U. 2 sous la forme d'une petite pointe.

Les tailles maxima relevées sont de 11 mm pour les mâles et 16 mm pour les femelles.

##### **4.2. Répartition annuelle.**

Parmi les *Phronimidae*, *Phronimella elongata* est l'espèce qui est rencontrée le plus fréquemment dans le Bassin indo-australien. Sur l'ensemble des pêches, on observe 92 % de collectes positives.

Si on considère le graphique de l'abondance saisonnière on remarque deux périodes de prolifération matérialisées par deux pics : l'un au printemps et l'autre en automne. Les valeurs relevées en été et en hiver montrent, en revanche, un déclin de l'espèce (pl. I, fig. G).

##### **4.3. Composition saisonnière de la population.**

L'étude des fréquences de tailles est réalisée pour les femelles, toujours plus abondantes que les mâles et susceptibles, en conséquence, de conduire à des résultats plus représentatifs (fig. 16).

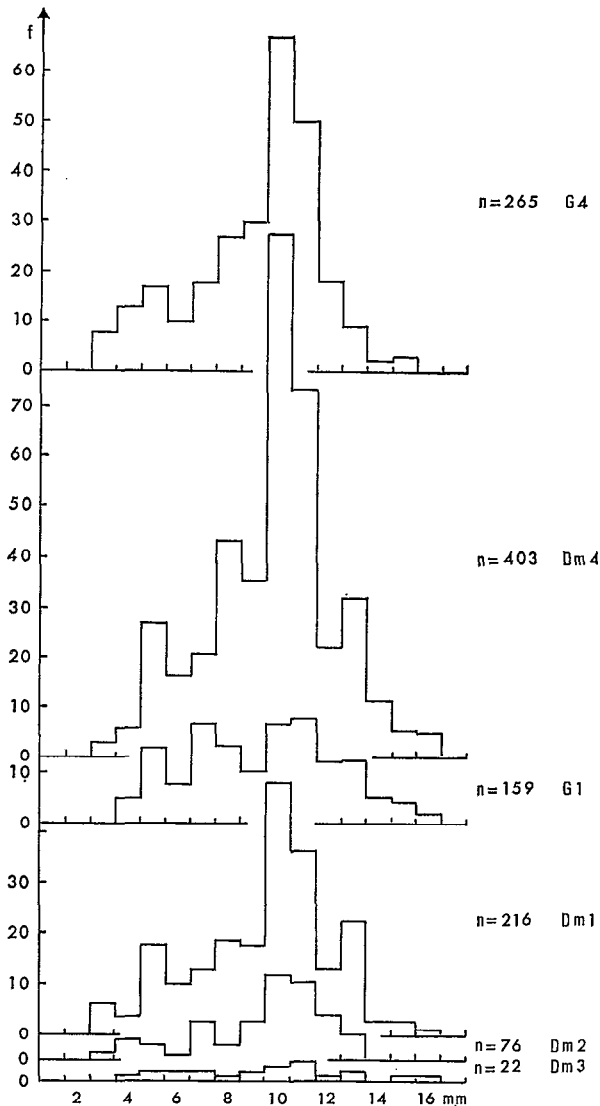


Fig. 16. — *Phronimella elongata*. Composition saisonnière de la population femelle.

La bimodalité de l'histogramme de l'hiver indique une population se répartissant en deux lots : les jeunes avec un mode à 5 mm et les adultes avec un mode à 10 mm. La propagation a donc déjà commencé et poursuit son développement. Au printemps, le phénomène prend une ampleur considérable et les générations successives se traduisent par des pics à 5, 8, 10 et 13 mm (Dm4). En été, le fléchissement des fréquences annonce une période de repos génital qui correspond à un diagramme aplati (G1). La taille modale passe à 11 mm. Le réveil de l'activité ovarienne se déclare en automne avec une distribution des tailles (Dm1) comparable à celle du printemps mais plus atténuée. On y retrouve la série de générations printanières avec également des modes à 5, 8, 10 et 13 mm. Avec l'arrivée de l'hiver, l'espèce périclite par suite de conditions écologiques plus sévères et la population survivante est représentée par une répartition très étalée (Dm3), similaire à celle de l'été, avec également un mode à 11 mm.

On peut, en conséquence, admettre que *Phronimella elongata* accomplit dans les eaux indo-australiennes deux cycles de reproduction annuels, l'un très actif, au printemps et l'autre modéré, en automne.

#### 4.4. Distribution géographique.

Dans l'Atlantique, on trouve *Phronimella elongata* assez abondamment de 45° N à 40° S, excepté dans le Golfe de Guinée où elle est inconnue. Dans le Pacifique, elle est mentionnée à l'est de 40° N à 10° S et à l'ouest dans la zone équatoriale. Deux localisations isolées sont également

relevées dans le Pacifique Central (150° W). Les eaux périphériques de l'Océan Indien sont également fréquentées par cette espèce qui peut atteindre les régions antarctiques (63°42' S).

L'étude de notre collection montre qu'elle pullule dans les eaux E. indiennes de 9° à 32° S. On peut y noter une coexistence géographique assez marquée avec *P. pacifica* et *P. curvipes*.

Si l'on considère la répartition saisonnière de cette forme dans l'aire prospectée, on peut y définir deux groupements distincts occupant chacun l'une des deux masses océaniques de subsurface (fig. 17).

Dans les eaux tropicales, des noyaux de propagation prennent naissance en hiver et au printemps et l'on observe une expansion géographique de l'espèce depuis le nord de la radiale jusqu'à 23° S. En été, la zone de concentration de *Phronimella elongata* ne s'étend plus que de 14° à 21° S. Avec les pontes automnales, l'espèce retrouve une extension comparable à celle du printemps, mais quantitativement plus modérée.

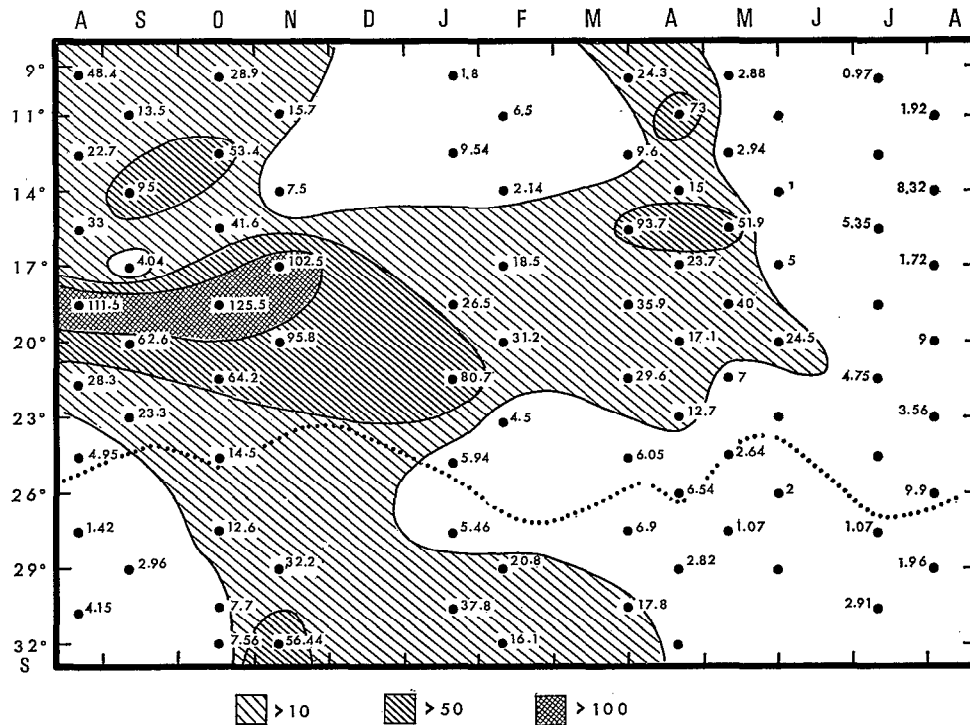


Fig. 17. — *Phronimella elongata*. Répartition saisonnière latitudinale; ... limite des eaux tropicale et subtropicale à teneur minimale en oxygène dissous.

Dans les eaux subtropicales, on peut constater une situation assez similaire à celle de *P. allantica*. On a un retard associé à une réduction de la durée de la prolifération printanière par rapport à celle des masses tropicales. Au printemps et en été, la région est colonisée par une population assez dense, qui se disperse durant l'automne et l'hiver.

## 5. RELATIONS TROPHIQUES

En étudiant les migrations de nutrition des organismes du plancton, VINOGRADOV (1962a) relève chez les Amphipodes un régime alimentaire à base de Coelentérés. L'observation des contenus gastriques de Gammarides et d'Hypérides pélagiques montre la présence de nématocystes en abondance ainsi qu'un tissu brun chocolat provenant de Méduses profondes.

SHIH (1969) admet un régime omnivore. Les *Phronimidae* consomment aussi bien les éléments du phytoplancton (Diatomées) que les petits crustacés (Copépodes Calanoïdes). Il constate, d'autre part, que le tube digestif des jeunes renferme exclusivement du matériel végétal. Toutefois, considérant l'absence de système filtrant dans la structure buccale, il admet aussi bien une ingestion directe des végétaux que leur absorption par l'intermédiaire de proies phytophages.

L'examen microscopique de 255 estomacs de spécimens provenant du Bassin indo-australien révèle un bol alimentaire composé de nématocystes (80 % des cas), de tissu pigmenté brun

chocolat, reste probable de Siphonophores ou de Méduses (47 %) et de fragments de Crustacés (11 %). Cette forme de nutrition zoophage s'observe chez toutes les espèces du genre *Phronima*. Sur le plan saisonnier aucune variation significative dans l'alimentation n'apparaît au cours de l'année.

## 6. COMPOSITION DES COMMUNAUTÉS TROPICALE ET SUBTROPICALE

Les répartitions examinées ci-dessus ont montré que les *Phronimidae* peuvent occuper soit les eaux de subsurface tropicale et subtropicale simultanément, soit seulement l'une de ces deux masses. Elles y constituent des communautés dont les compositions spécifiques sont représentées par la figure 18.

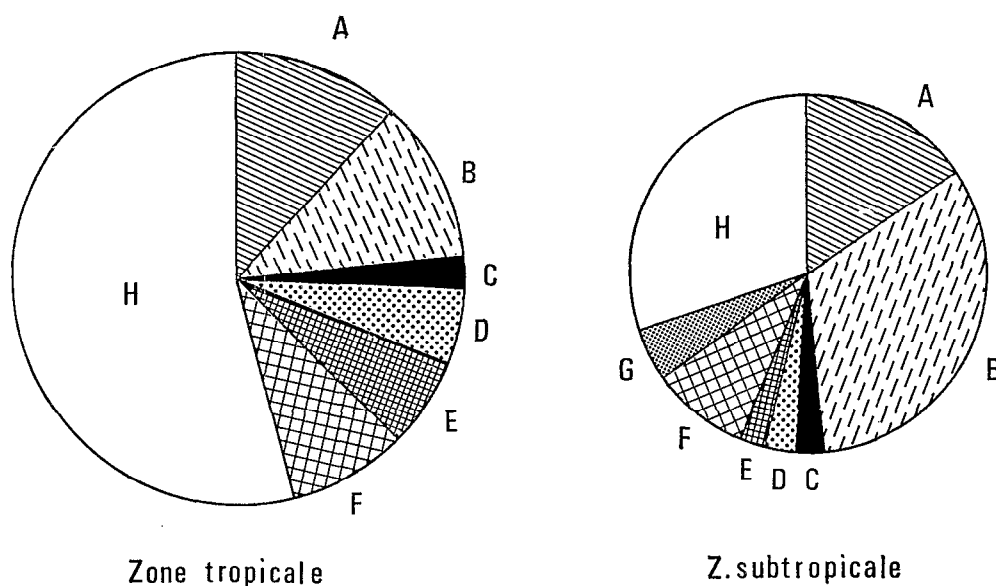


Fig. 18. — Composition spécifique des communautés tropicale et subtropicale. A. *P. sedentaria*, B. *P. atlantica*, C. *P. solitaria*, D. *P. pacifica*, E. *P. curvipes*, F. *P. stebbingi*, G. *P. colletti*, H. *Phronimella elongata*.

Le peuplement tropical, plus dense, avec une moyenne de 49 individus capturés par trait, comporte 7 espèces dont 4 dominantes.

<i>Phronimella elongata</i>	54 %	<i>P. curvipes</i>	6,6 %
<i>Phronima atlantica</i>	12 %	<i>P. pacifica</i>	5,1 %
<i>P. sedentaria</i>	11,5 %	<i>P. solitaria</i>	2,0 %
<i>P. stebbingi</i>	8,5 %		

Le peuplement subtropical, moins abondant (32 individus/trait) est plus complet avec 8 espèces dont également 4 dominantes.

<i>Phronima atlantica</i>	33,2 %	<i>P. colletti</i>	4,3 %
<i>Phronimella elongata</i>	30 %	<i>P. pacifica</i>	3,3 %
<i>Phronima sedentaria</i>	15 %	<i>P. curvipes</i>	2,1 %
<i>P. stebbingi</i>	9,5 %	<i>P. solitaria</i>	2,0 %

Les espèces dominantes sont celles dont les concentrations sont communes aux deux biotopes considérés, ce qui dénote leurs larges tolérances écologiques. Cependant, les prédominances inverses de *Phronimella elongata* et *Phronima atlantica* dans les deux communautés témoignent de l'affinité de la première espèce pour les eaux tropicales chaudes et de celle de la seconde pour les masses subtropicales plus froides.

On peut, toutefois, noter que ces communautés s'opposent beaucoup plus par la répartition des espèces secondaires plus sensibles aux conditions du milieu. Ainsi, *P. colletti* est exclusivement subtropicale tandis que *P. pacifica* et *P. curvipes* sont nettement tropicales.

## 7. DISCUSSION-CONCLUSION

Les croisières saisonnières effectuées dans l'E. Indien avaient pour objectif principal la recherche de l'influence des variations des propriétés physico-chimiques du milieu sur la production primaire dans les eaux ainsi que sur l'importance du « standing stock » à différents niveaux de la chaîne alimentaire. En ce qui concerne le zooplancton, des conditions d'équivalence, entre les collectes successives, furent recherchées afin que les fluctuations d'abondance relevées d'une région à l'autre ou d'une saison à la suivante soient suffisamment significatives. A cet effet, les pêches eurent lieu à heure fixe, de la surface à une immersion constante, suivant une méthodologie unique et en des stations situées respectivement toujours aux mêmes positions géographiques. D'autre part, des mesures physico-chimiques en alternance avec les opérations de biologie fournirent une structure hydrologique simultanée de celle des peuplements autorisant ainsi une meilleure estimation des incidences climatiques sur l'évolution saisonnière des organismes.

Les collectes ne contenant, en général, au niveau de l'espèce, qu'un nombre réduit d'individus, ces derniers ont été isolés par un triage total, éliminant ainsi les incertitudes dues au sous-échantillonnage.

De cette façon, des lots assez importants purent être constitués pour chacune des espèces récoltées. L'examen de ce matériel abondant a révélé la présence de 8 espèces, pour lesquelles les principaux caractères d'identification ont été testés sur le plan de la permanence. Cependant, la séparation de certains mâles, peu répandus et morphologiquement très voisins étant délicate, la recherche d'éléments de différenciation inédits fut entreprise. Ainsi, en complément des critères déjà établis par les auteurs, la conformation du carpe du péréiopode I a été retenue pour la discrimination des mâles de *P. curvipes* et *P. pacifica*. Chez *P. colletti*, l'absence ou la réduction de la pointe postéro-distale au basis du P. 5 a également constitué un indice de reconnaissance pour les exemplaires indiens.

La synthèse de cet ensemble de résultats a été tentée sous la forme d'une clé dichotomique ayant pour objet de permettre un gain de temps appréciable dans des travaux quantitatifs reposant sur des nombres élevés d'organismes.

Il semble, d'autre part, intéressant de noter qu'une prédominance des femelles est observable chez toutes les espèces à l'exception de *P. atlantica*. Chez cette dernière, on a un rapport des sexes conforme au sex ratio théorique.

Les connaissances actuelles concernant le cycle saisonnier des *Phronimidae* sont encore assez sommaires. Ceci résulte des difficultés rencontrées dans la collecte d'échantillons quantitativement représentatifs des populations *in situ*. Malgré les conditions d'équivalence observées au cours des pêches, différents facteurs, difficilement estimables, sont susceptibles d'agir sur l'importance des prises : phénomènes d'essaim, richesse ou pauvreté de l'environnement en

éléments biogènes, action des prédateurs, effets dynamiques ou statiques de masses d'eau, etc. Si l'on considère que ces facteurs n'affectent, en général, que quelques stations de la radiale alors que les incidences climatiques intéressent, plus ou moins simultanément, tous les points du méridien 110° E entre 9° et 32° S, on peut admettre une résultante, pour toute l'aire prospectée, fonction en première approximation de l'intervalle de temps écoulé entre deux séries de collectes. En se basant sur cette hypothèse, l'étude de l'évolution saisonnière des *Phronimidae* a été tentée en considérant uniquement des valeurs moyennes émanant des résultats obtenus à chaque parcours de la radiale. L'examen successif, sous cette forme, de différents critères : abondance totale, évolution des femelles immatures et adultes, variation de la taille moyenne, a montré un synchronisme assez net avec les périodes d'activité sexuelle définies par le relevé des femelles gravides. D'autre part, pour les espèces suffisamment abondantes, l'établissement des histogrammes de tailles a fait apparaître des fluctuations de la composition saisonnière des populations en concordance avec les phénomènes sexuels.

On peut ainsi constater dans les eaux indiennes, des différences notables d'une espèce à l'autre dans le nombre et l'intensité des proliférations annuelles. Chez certaines, l'activité ovarienne se trouve sous la dépendance des « saisons biologiques » des océans et comporte une phase estivale stérile. D'autres, au contraire, semblent assez indifférentes aux influences défavorables de l'hydro-climat et se multiplient de manière continue durant presque toute l'année.

Il est ainsi possible de distinguer :

a. ESPÈCES À CYCLES SAISONNIERS. Ce sont : *P. sedentaria*, *P. solitaria*, *P. pacifica*, *P. colletti* et *Phronimella elongata*. Ces formes se caractérisent par des propagations concomitantes des poussées printanière et automnale du zooplancton. D'un autre côté, si l'on se réfère aux travaux de LEGAND (1969) concernant les variations saisonnières du macroplancton et du micronecton dans les eaux indiennes, on peut constater que ces deux périodes d'activité biologique se traduisent par deux maxima annuels de la biomasse, se déclarant également au printemps et automne.

Remarquons que les « saisons biologiques » se manifestant à des époques différentes de l'année en fonction de la latitude, les cycles reproducteurs pourront connaître suivant les régions des modifications qui les ajusteront au nouvel ordre saisonnier. Ceci est remarquable chez *P. sedentaria* dont le cycle de « l'automne biologique » se décale progressivement du mois de mars à 50° S jusqu'au mois de juillet à 10° S. Dans les eaux tropicales indiennes, ce cycle peut se prolonger durant l'hiver et se juxtaposer à celui du printemps suivant.

b. ESPÈCES À CYCLES MULTIPLES. Cette forme de reproduction s'observe principalement dans les masses tropicales chaudes et de faible salinité de l'E. indien. Chez *P. curvipes*, on a durant presque toute l'année une succession en chaîne de multiplications d'intensités comparables. Malgré des pontes régulières à toutes les saisons, les espèces *P. atlantica* et *P. stebbingi* présentent un cycle printanier nettement prépondérant. Cependant, dans les eaux subtropicales plus froides, on observe un arrêt automnal de l'activité génitale chez ces deux formes. On peut également y remarquer un retard du cycle printanier sur son homologue tropical, en accord avec le léger déphasage du « printemps biologique » entre ces deux zones. Ces deux espèces ne semblent donc pas échapper totalement aux influences climatiques.

Les travaux de SHIH (1969) montrent que les *Phronimidae* possèdent un régime alimentaire omnivore. L'examen microscopique de contenus stomacaux d'exemplaires indiens a révélé des nématocystes en abondance dénotant une alimentation à base de Coelentérés (Méduses et Siphonophores). La teinte brunâtre de certains restes de tissus indique l'origine probablement mésopélagique des proies.

La répartition verticale des *Phronimidae* reste un problème assez confus résultant en premier lieu de l'imperfection des engins de capture qui fournissent des récoltes appartenant à plusieurs couches consécutives dont on ignore, le plus souvent, le niveau exact. SHIH (1969) situe cette famille dans l'épiplancton, tandis que BRUSCA (1967a) accorde à l'espèce *P. sedentaria* un habitat

infrapélagique. Dans les eaux indiennes, une confrontation de la répartition des concentrations d'organismes avec celle des masses d'eau, montre une localisation dans le mésoplancton supérieur. Il semble donc que le niveau bathymétrique des Phronimes soit assez variable d'une aire à l'autre. Une meilleure connaissance du peuplement vertical des eaux nécessite donc de nouvelles études menées à l'aide d'engins échantillonnant sélectivement une couche donnée dont la profondeur est fournie simultanément par un appareil de mesure d'immersion.

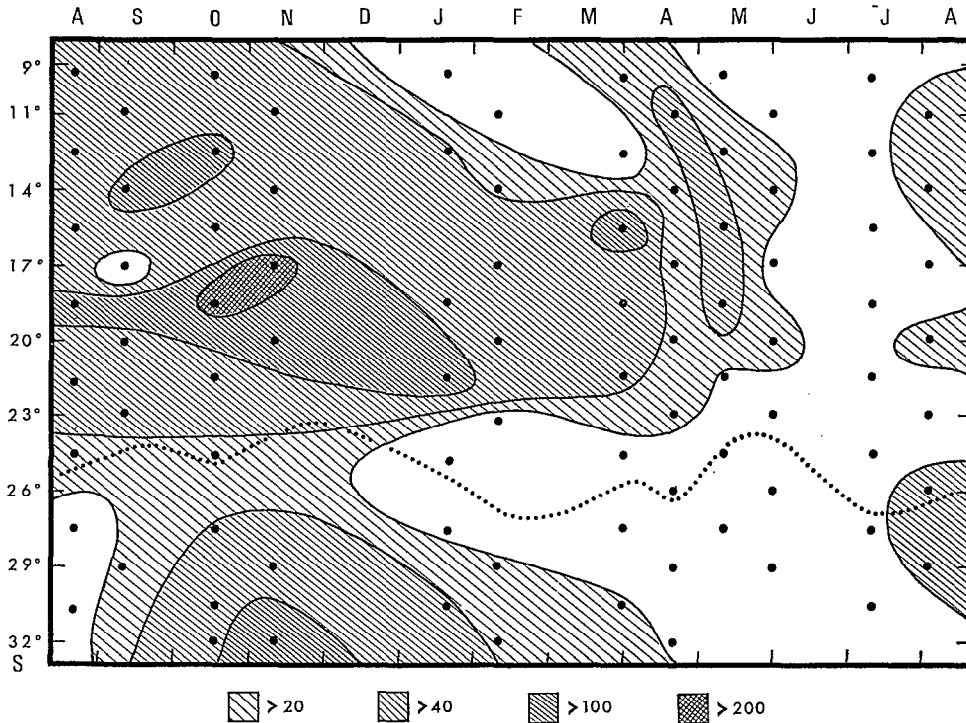


Fig. 19. — Répartition saisonnière latitudinale des *Phronimidae*; . . . limite des eaux tropicale et subtropicale à teneur minimale d'oxygène dissous.

On sait que les prédateurs pélagiques, tels que les thons, s'alimentent très fréquemment de Phronimes. La connaissance de la localisation et de l'importance des concentrations saisonnières de ce « plancton fourrage » pourrait donc fournir des données utiles aux recherches sur les migrations tropiques des Thonidés.

En ce sens, le Bassin indo-australien semble constituer une zone assez intéressante. On peut y relever deux communautés occupant les eaux tropicale et subtropicale de subsurface à concentration minimum d'oxygène dissous. La zone de contact qui sépare ces deux unités hydrologiques (23° à 26° S) présente un dépeuplement assez significatif (fig. 19). D'autre part, on peut noter un rapport assez net, de février à juin, dans les déplacements, suivant une composante méridienne, de cette frontière hydrologique avec ceux des populations marginales de la concentration tropicale. Par contre, en août, il y a débordement du groupe subtropical dans la zone frontalière. A cette époque, il se produit une dérive en direction du N.-E. des masses superficielles. Il semble que, durant le refroidissement hivernal de ces couches, certaines espèces (*P. sedentaria*, *P. atlantica*, *P. curvipes* et *P. stebbingi*) y séjourneraient plus longuement et seraient alors entraînées hors de leur aire écologique propre.

La richesse des masses tropicales (14° à 23° S) apparaît plus nettement si l'on considère les abondances moyennes calculées sur un an en fonction de la latitude (fig. 20). On peut ainsi constater que toutes les espèces y prospèrent à l'exception de *P. colletti*, inféodée exclusivement à l'habitat subtropical. On peut également remarquer, pour chacune d'elles, des fréquences de captures minima dans la zone de contact (23° à 26° S) des eaux tropicales chaudes et à faible salinité avec celles subtropicales plus froides et plus salées. Plus au sud, plusieurs espèces abondent

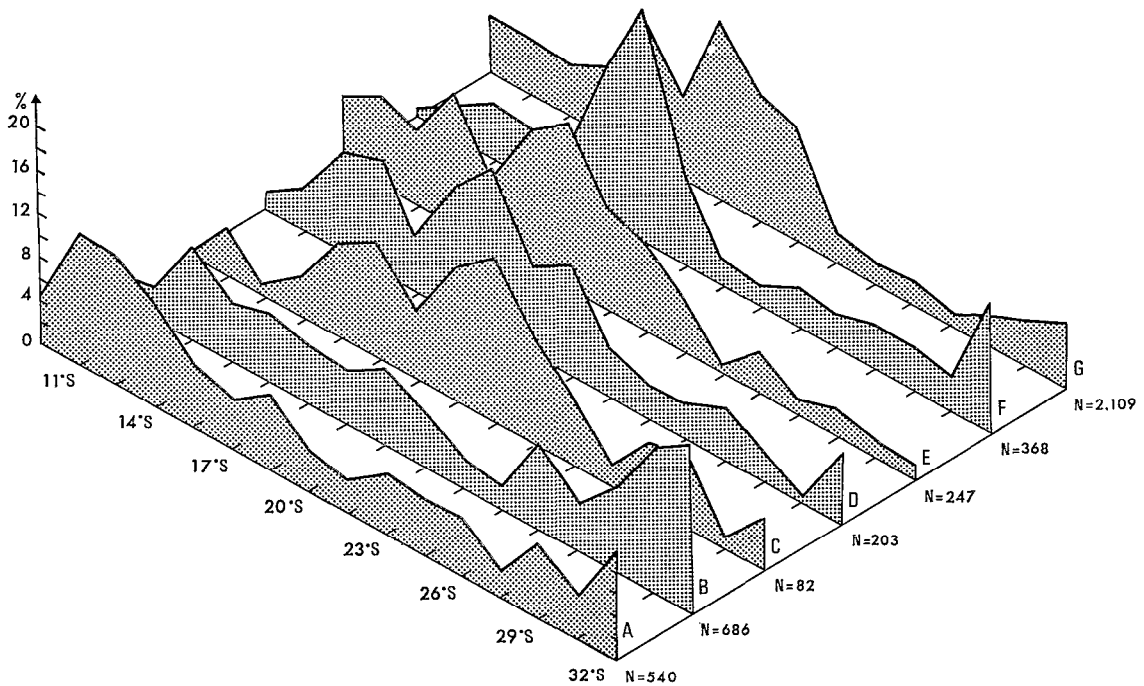


Fig. 20. — Distribution moyenne pour l'année : A. *P. sedentaria*, B. *P. atlantica*, C. *P. solitaria*, D. *P. pacifica*, E. *P. curvipes*, F. *P. stebbingi*, G. *P. colletti*, H. *Phronimella elongata*.

à nouveau mais les densités sont dans la majorité des cas inférieures à celles des masses tropicales. Notons, toutefois, que la prospection du milieu subtropical ne s'étend que sur 6° de latitude et qu'une partie de son peuplement déborde l'extrémité sud de la radiale et a ainsi échappé aux investigations.

Pour conclure, nous distinguerons parmi les *Phronimidae* du Bassin indo-australien :

a. Quatre espèces dominantes occupant toute l'aire de prospection : *P. sedentaria*, *P. atlantica*, *P. stebbingi* et *Phronimella elongata*.

b. Trois espèces d'importance secondaire colonisant surtout les eaux tropicales : *P. pacifica*, *P. curvipes* et *P. solitaria*.

c. Une espèce particulièrement peu abondante se limitant à la zone subtropicale : *P. colletti*.



## BIBLIOGRAPHIE

- BARNARD (K. H.), 1930. — Amphipoda. *British Antarctic « Terra Nova » Expedition 1910*, Zool. 8, n° 4, 307-454, 63 fig.
- 1932. — Amphipoda. *Discov. Rep.*, vol. 5, 326 p., 1 pl., 174 fig.
- 1937. — Amphipoda. *The John Murray Expedition 1933-34. Sci. Rep.*, vol. 4, n° 6, 131-201, 21 fig.
- BOGOROV (B. G.), 1941. — Biological seasons in the plankton of different seas. *C.R. (Doklady) Acad. Sci. URSS.*, vol. 31, n° 4, 404-7.
- BRUSCA (G. J.), 1967a. — The ecology of pelagic Amphipoda. I. Species accounts, vertical zonation and migration of Amphipoda from the waters off southern California. *Pacific Sci.*, vol. 21, n° 3, 382-93.
- 1967b. — The ecology of pelagic Amphipoda. II. Observations on the reproductive cycles of several pelagic Amphipods from the waters off southern California. *Ibid.*, 449-56.
- BOVALIUS (C.), 1889. — Contributions to a monograph of the Amphipoda *Hyperidea*. K. *Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, Bd. 22, n° 7, 1-434, 18 pl.
- CHEVREUX (E.) et FAGE (L.), 1925. — Amphipodes. *Faune de France*, vol. 9, 488 p., 438 fig.
- FAGE (L.), 1960. — *Oxycephalidae*. Amphipodes pélagiques. *Dana Rep.*, n° 52, 145 p., 79 fig.
- FURNESTIN (M. L.), 1957. — Chaetognathes et zooplancton du secteur atlantique marocain. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, T. 21, fasc. 1 et 2, 356 p., 104 fig., 53 pl.
- 1960. — Zooplancton du Golfe du Lion et de la côte orientale de Corse. *Ibid.*, T. 24, fasc. 2, 153-252.
- GILES (G. M.), 1887. — On six new Amphipods from the Bay of Bengal. *J. asiat. Soc. Bengal*, vol. 56, n° 2, 212-29, pl. 3-8.
- HAMON (B. V.), TRANTER (D. J.) et HERON (A. C.), 1963. — A simple integrating depth recorder. *Deep-Sea Res.*, vol. 10, 457-8.
- HURLEY (D. E.), 1955. — Pelagic Amphipods of the sub-order *Hyperidea* in New-Zealand waters. I. Systematics. *Trans. R. Soc. New-Zeal.*, vol. 83, pt. 1, 119-94, 18 fig.
- 1956. — Bathypelagic and other *Hyperidea* from California waters. *Allan Hancock Foundation Publ.*, Occ. pap. n° 18, 25 p.
- 1960. — Pelagic Amphipoda of the N.Z.O.I. Pacific cruise, March 1958. *New-Zeal. J. Sci.*, vol. 3, n° 2, 274-289, 2 fig.
- KANE (J. E.), 1962. — Amphipoda from waters south of New-Zealand. *New-Zeal. J. Sci.*, vol. 5, n° 3, 295-315, 5 charts.
- LAVAL (Ph.), 1968. — Observations sur la biologie de *Phronima curvipes* Voss. (Amphipode Hypéride) et description du mâle adulte. *Cah. Biologie mar.*, T. 9, 347-62, 4 fig. 2 pl.
- LEGAND (M.), 1969. — Seasonal variations in the Indian Ocean along 110° E. VI. Macroplankton and micronekton biomass. *Austral. J. Mar. Freshwat. Res.*, vol. 20, 77-84, 12 fig.
- MOGK (H.), 1927. — Die Phronimiden der deutschen südpolar Expedition 1901-03. *Deutsche Südpolar-Exped.*, Zool. 11, 123-44, 11 fig.
- PIRLOT (J. M.), 1930. — Les Amphipodes de l'expédition du « Siboga ». I. Les Amphipodes Hypérides. *Siboga-Expedition*, vol. 33a, 1-54, 11 fig.
- REID (D. M.), 1955. — Amphipoda (*Hyperidea*) of the coast of tropical West Africa. *Atlantide Rep.*, vol. 3, 7-40, 9 fig.
- ROCHFORD (D. J.), 1962. — Hydrology of the Indian Ocean. II. The surface waters of the south-east Indian Ocean and Arafura Sea in the spring and summer. *Austral. J. Mar. Freshwat. Res.*, vol. 13, 226-51, 18 fig.
- 1969. — Seasonal variations in the Indian Ocean along 110° E. I. Hydrological structure of the upper 500 m. *Ibid.*, vol. 20, 1-50, 52 fig.
- SCELLENBERG (A.), 1927. — Amphipoda des nordischen Plankton. *Nordisches Plankton*, Zool. Teil III, 589-722, 104 fig.
- SHIH CHANG-TAI et DUNBAR (M. J.), 1963. — Amphipoda, sub-order : *Hyperidea*, family : *Phronimidae*. *Cons. perm. internation. Explor. Mer.* Fiches d'identification du zooplancton, n° 104, 8 fig.

- SHIH CHANG-TAI, 1969. — The systematics and biology of the family *Phronimidae* (Crustacea: Amphipoda). *Dana Rep.*, n° 74, 100 p., 22 fig.
- SIEGFRIED (W. R.), 1963. — The *Hyperiidea* (Amphipoda) off the west coast of the southern Africa. *Div. Sea Fish. Invest. Rep.*, n° 48, 12 p., 1 chart.
- SOERIAATMADJA (R. E.), 1957. — The coastal current south of Java. *Mar. Res. Indonesia*, vol. 3, 41-55, 8 fig.
- STEBBING (T. T. R.), 1888. — Report on the Amphipoda collected by HMS « Challenger » during the years 1873-76. *The voyage of HMS « Challenger »*, Zool. vol. 29 (2 tomes, 1 atlas).
- STEPHENSEN (K.), 1924. — *Hyperiidea* Amphipoda (part 2: *Paraphronimidae*, *Hyperiidea*, *Dairellidae*, *Phronimidae*, *Anchylomeridae*, *Rep. Danish Oceanogr. Exped. 1908-10 to the Mediterranean and adjacent seas*, vol. II, Biology, D. 4, 73-149, 22 charts; 52 fig.
- STREETS (Th. H.), 1882. — A study of the *Phronimidae* of the north Pacific Surveying Expedition. *Proc. Unit. St. Nation. Mus.*, vol. 5, 3-9, 1 pl.
- VINOGRADOV (M. E.), 1962a. — Feeding of the deep-sea zooplankton. *Cons. perm. internation. Explor. Mer.*, Rapp et Proc. Verb., vol. 153, 114-9, 1 fig.
- 1962b. — *Hyperiids* collected by the Soviet Antarctic Expedition with the RV. « Ob » southward from 40° S. *Explorations of the fauna of the seas*, vol. 1, 5 p.
- VOSSELER (J.), 1901. — Die Amphipoden der Plankton-Expedition. *Ergebn. Plankton-Exped. Humboldt-Stiftung*, Bd. III; g. e, 1-129, 11 pl.
- WYRTKI (K.), 1962. — The upwelling in the region between Java and Australia during the south-east monsoon. *Austral. J. Mar. Freshwat. Res.*, vol. 13, 217-25, 9 fig.

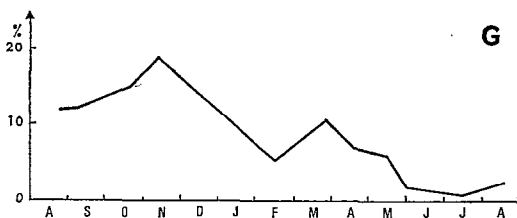
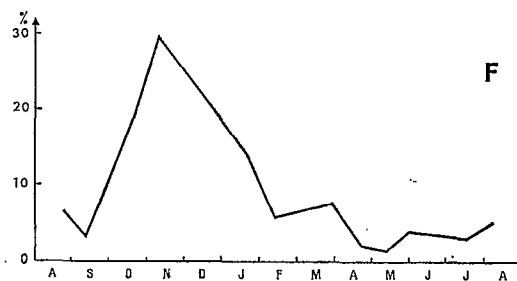
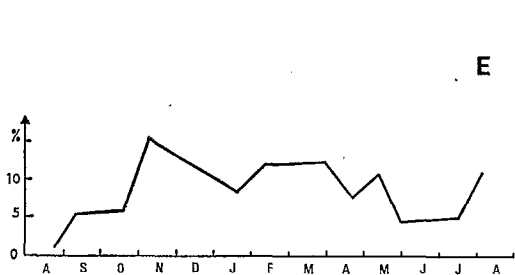
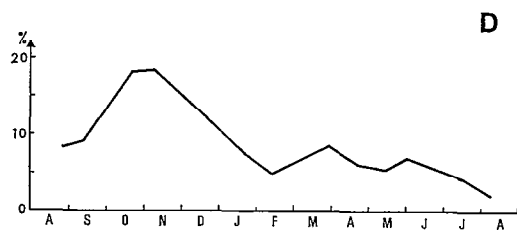
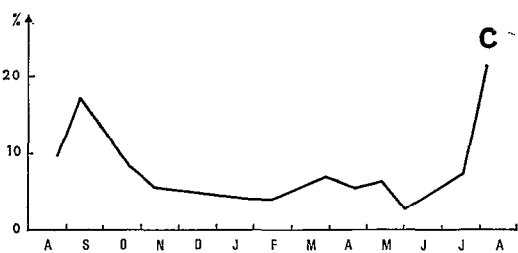
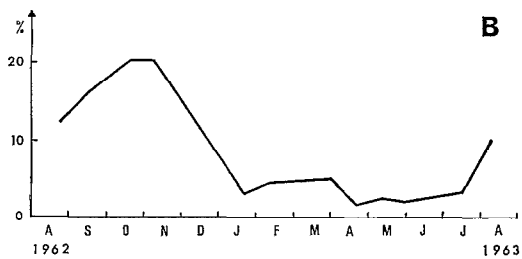
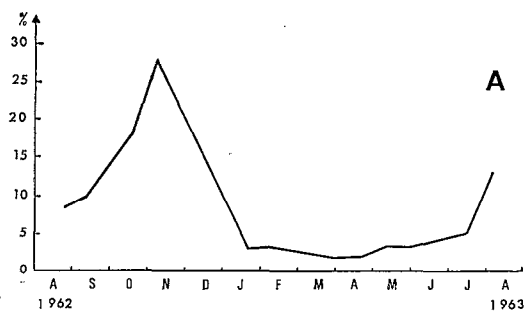


Planche I. — Répartition saisonnière de l'abondance des *Phronimidae*: A. *P. sedentaria*, B. *P. allantica*, C. *P. solitaria*, D. *P. pacifica*, E. *P. curvipes*, F. *P. stebbingi*, G. *Phronimella elongata*.

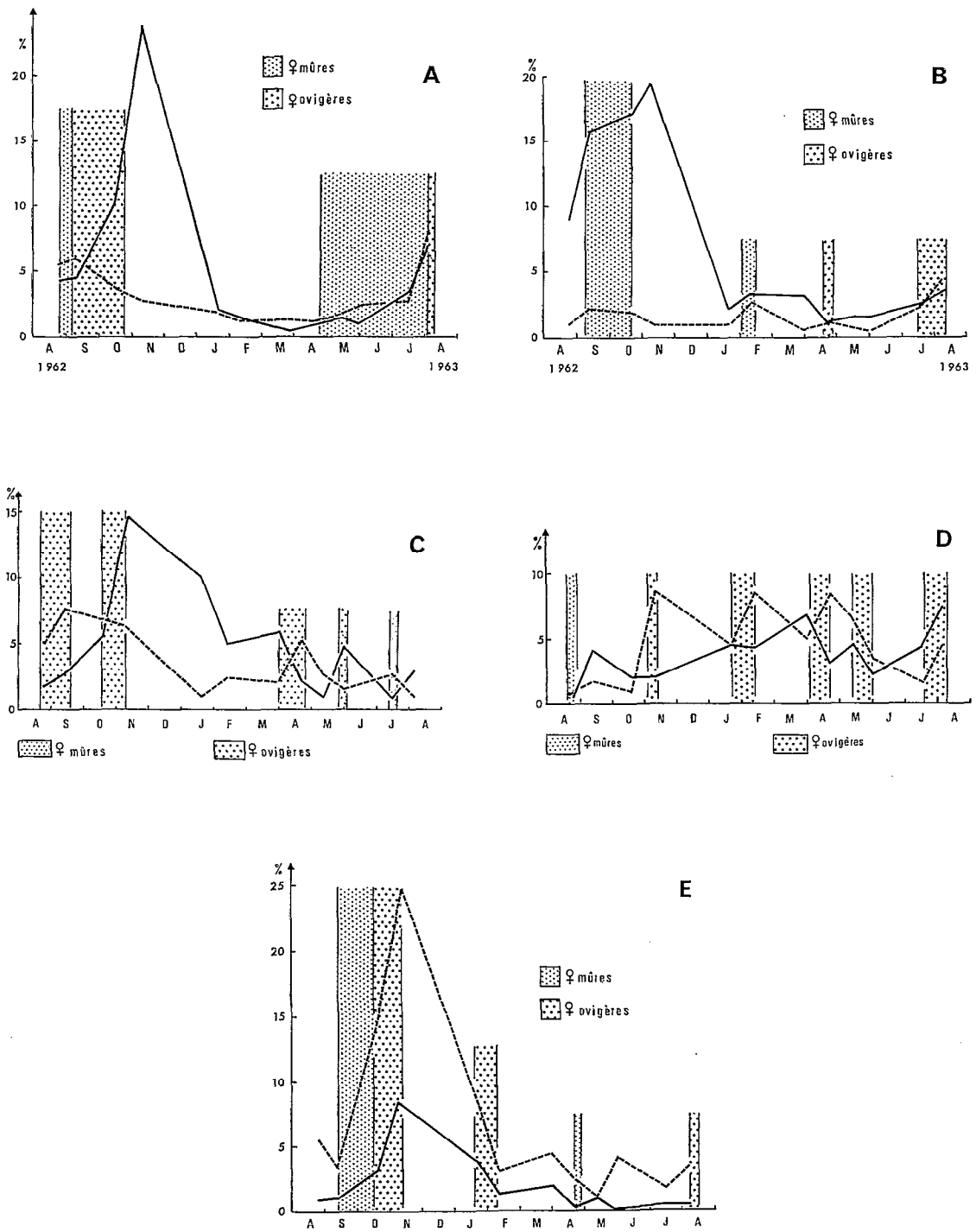


Planche II. — Évolution saisonnière des jeunes (—) et des adultes (---) A. *P. sedentaria*, B. *P. atlantica*, C. *P. pacifica*, D. *P. curvipes*, E. *P. stebbingi*.

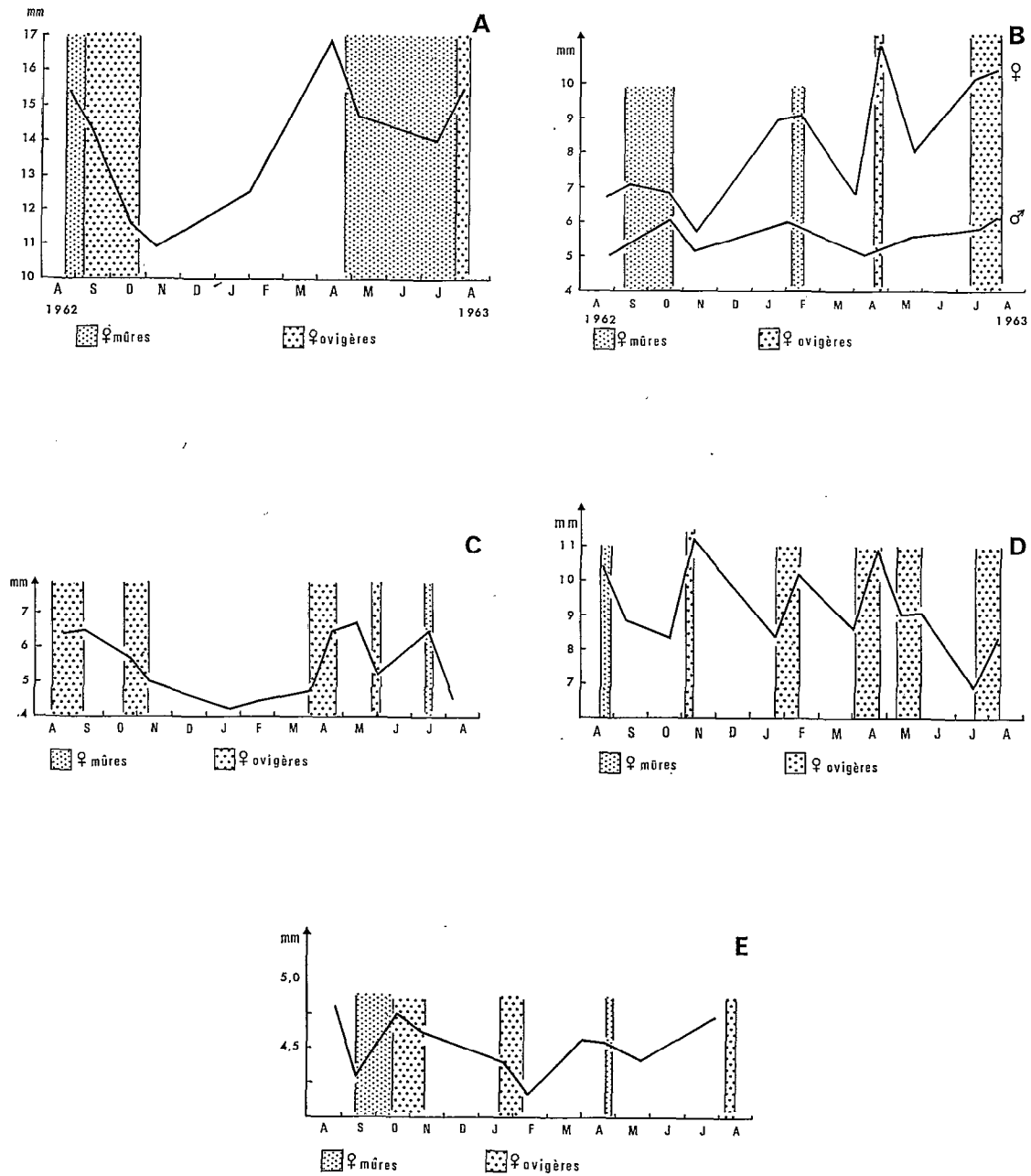


Planche III. — Fluctuations de la taille moyenne des femelles A. *P. sedentaria*, B. *P. atlantica* (mâles et femelles), C. *P. pacifica*, D. *P. curvipes*, E. *P. stebbingi*.