

# INFLUENCE DE LA PHASE ET DE L'ÉCLAIREMENT LUNAIRE SUR LES RÉPARTITIONS VERTICALES NOCTURNES SUPERFICIELLES DE CRUSTACÉS MACROPLANCTONIQUES (*EUPHAUSIACEA*)

CLAUDE ROGER

Océanographe au Centre O.R.S.T.O.M. de Nouméa - BP. A5 - Nouméa-Cedex.

## RÉSUMÉ

*Ce travail analyse l'influence de l'éclairement et de la phase lunaire sur les répartitions bathymétriques nocturnes superficielles des euphausiacés du Pacifique tropical, à partir de 74 prélèvements effectués en un même point au cours du même cycle lunaire. Il apparaît que le lever de lune en phase de Pleine Lune provoque un net approfondissement de toutes les espèces, se traduisant par un appauvrissement sensible des 120 premiers mètres, et même parfois des premiers 165 m. Par contre, l'éclairement lunaire ne semble pas modifier les répartitions verticales au-delà de 250 mètres environ. En phase de Dernier Quartier-Nouvelle Lune, les modifications de distribution verticale au moment du lever de lune sont nulles ou très allénuées, confirmant que l'éclairement lunaire est bien le facteur responsable des variations observées en phase de Pleine Lune, et que l'effet de l'éclairement lunaire est sensiblement proportionnel à son intensité. En outre, la constatation que, avant le lever de lune (c'est-à-dire avec un éclairement nul), presque toutes les espèces sont situées plus profondément en phase de Nouvelle Lune qu'en phase de Pleine Lune, suggère que les différences de distribution verticale observées en liaison avec les cycles lunaires sont aussi sous la dépendance de rythmes endogènes.*

## ABSTRACT

EFFECTS OF MOON PHASIS AND MOON LIGHT UPON THE VERTICAL DISTRIBUTIONS OF MACROPLANKTONIC CRUSTACEA (*EUPHAUSIACEA*).

*This study deals with euphausiid crustaceans collected at 74 stations performed at the same location in the southwest tropical Pacific Ocean, during the same moon cycle. Moonrise in the Full Moon phasis induces a deepening of all the species, resulting in an impoverishment of the first 120 and sometimes 165 meters; no effect has been detected below approximately 250 meters. The effect of moon light upon the vertical distributions in the 0-200 meters layer appears to be nearly proportional to its intensity, as it decreases from Full Moon toward New Moon phasis. On the other hand, bathymetric distributions of most species before moonrise (i.e. without any illumination) appear to be deeper during the New Moon phasis than during the Full Moon phasis; this fact suggests the existence of endogenous rhythms.*

## INTRODUCTION.

Au cours des recherches entreprises par l'équipe d'océanographie biologique du centre de Nouméa depuis plusieurs années, dont l'objet est l'analyse de la structure et du déterminisme des réseaux trophiques pélagiques, il est apparu très clairement

que l'un des facteurs essentiels conduisant aux situations observées est représenté par la répartition bathymétrique et les migrations nyctémérales des organismes qui conditionnent à l'évidence les relations trophiques qu'ils peuvent établir les uns avec les autres (LEGAND *et al.* 1972, ROGER 1973). Aussi, le problème des distributions verticales des

organismes macroplanctoniques et micronectoniques a-t-il fait l'objet de plusieurs études, en particulier pour les Copépodes (GUEREDRAT et FRIESS, 1971) et les Euphausiacés (ROGER, 1971). Au cours de ces travaux, certaines fluctuations des situations bathymétriques se sont révélées, notamment en relation avec les phases lunaires. En effet, sans parler des rythmes endogènes considérés par certains auteurs comme ayant un rôle essentiel dans les migrations nycthémerales, et dont la synchronisation pourrait être liée au cycle lunaire, il est évident que l'éclairement lunaire lui-même peut avoir une action directe sur les répartitions bathymétriques, puisqu'il semble que, dans les eaux océaniques claires, il fasse pénétrer une intensité lumineuse décelable par les yeux des crustacés jusqu'à une profondeur de 250 mètres environ (MAUCLINE et FISHER, 1969). En outre, on a montré que les Euphausiacés sont particulièrement bien adaptés aux très faibles intensités lumineuses (KAMPA, 1965).

L'étude présentée ici a pour objet de mettre en évidence une influence éventuelle de l'éclairement lunaire sur la répartition verticale nocturne des Euphausiacés dans les eaux superficielles (0-165 m) du Pacifique tropical sud-ouest.

#### MATÉRIEL ET MÉTHODES DE RÉCOLTE.

Au cours de la campagne *DIAPHUS 10* (COR. 72.1), le N.O. *CORIOLIS* a réalisé, en 8 jours de travail consécutifs, 337 traits de chalut pélagique Isaacs-Kidd de 10 pieds, du 28 juin au 6 juillet 1972, autour de la position moyenne 20° S-168° E. Les traits obliques exploraient successivement toutes les profondeurs, entre la surface et 1200 mètres, au cours du cycle nycthémeral. L'engin de récolte n'étant pas ouvrant-fermant, la « profondeur » d'une station est définie par l'immersion maximale atteinte par le filet, cette valeur étant connue avec précision pour chaque trait par un enregistrement au *Depth-Distance-Recorder*.

La durée réduite de la campagne n'a toutefois pas permis de disposer d'échantillons récoltés rigoureusement en phases de Pleine Lune (PL) et de Nouvelle Lune (NL). On a sélectionné 74 stations, effectuées entre 18 heures (coucher de soleil : 17 h 20, crépuscule vers 17 h 40) et 06 heures (lever de soleil 06 h 20, aube vers 06 h), et pour lesquelles les profondeurs maximales atteintes s'échelonnent entre 60 et 165 mètres; 42 d'entre elles proviennent des nuits du 28 juin au 1<sup>er</sup> juillet (Pleine Lune le 26 juin) et seront considérées comme des échantillons récoltés en phase PL; la nébulosité était faible, entre 1/8 et 3/8; les heures de lever de lune au cours des trois nuits successives furent 19 h 26, 20 h 22 et 21 h 17. Les 32 autres échantillons sélectionnés

ont été prélevés du 4 au 6 juillet (Dernier Quartier le 4 juillet, Nouvelle Lune le 10 juillet), et seront considérés comme provenant de la période NL; la nébulosité était faible à moyenne (1/8 à 5/8); les levers de lune ont eu lieu à 00 h 52 et 01 h 57.

Aucune barrière thermique n'existait dans les couches considérées : la température était de 24° C en surface, et de 21° C à 165 mètres.

#### CHOIX CRITIQUE DES MÉTHODES D'ANALYSE.

Les artefacts introduits par la sélectivité complexe du chalut Isaacs-Kidd (cf. MICHEL et GRANDPERRIN, 1970), l'absence de dispositif ouvrant-fermant (d'où intégration des données entre la surface et l'immersion maximale), l'évitement des organismes devant le filet (dépendant de la vitesse du chalut, de la taille des animaux et de l'éclairement), le profil des traits (existence d'un « palier » à la profondeur maximale, qui conduit à suréchantillonner celle-ci par rapport aux autres immersions), font qu'il est illusoire d'entreprendre une analyse quantitative fondée sur les valeurs absolues observées. La seule façon de procéder, avec ce type de récolte, est analogique : si, entre 60 et 120 mètres par exemple, on constate une différence significative entre les effectifs récoltés avant et après le lever de lune, on conclura à une influence probable de l'éclairement lunaire, influence qu'il sera difficile de préciser davantage : une diminution des effectifs récoltés signifiera sans doute que le « palier » du trait s'est situé en dehors de la couche la plus densément peuplée, mais ce peut être aussi bien au-dessus qu'en dessous. Ainsi, tous les cas de figure pourront être observés : si, par exemple, une espèce est située entre 0 et 60 mètres avant le lever de lune, et entre 60 et 120 mètres après le lever de lune, ce dernier se traduira par une *augmentation* des effectifs récoltés dans la couche 60-120 mètres.

Plus encore, on constate, dans la quasi totalité des cas, que les effectifs sont plus élevés en début et en fin de nuit, et plus faibles en milieu de nuit. Il semble que ce phénomène ait pour origine : — d'une part une différence systématique dans le mode de groupement des animaux, qui paraissent être plus ou moins surdispersés au cours des différentes phases de la période nocturne; — d'autre part, le fait que, au moment des migrations ascendante (18-20 heures) et descendante (04.30-06 heures) le niveau de concentration maximum des animaux coïncide pendant un moment avec le « palier » des traits, ce qui conduit à des récoltes particulièrement abondantes. Cette réapparition, en fin de nuit, d'effectifs élevés pourra être interprétée comme le signe que les animaux ne se sont pas enfoncés au-delà

de l'immersion considérée au moment du lever de lune, un fléchissement des récoltes en milieu de nuit étant alors dû, soit à une modification du mode de groupement, soit à une montée des organismes. Au contraire, une diminution des effectifs après le lever de lune, qui ne sera pas suivie d'une réaugmentation en fin de nuit, traduira selon toute probabilité un enfoncement réel des organismes.

On pourrait encore objecter que, si on observe une diminution significative des effectifs récoltés après le lever de lune, ce fait est dû, non à un enfoncement des animaux, mais à un évitement plus efficace du chalut dans de meilleures conditions d'éclairage. Il est possible que ce phénomène intervienne, mais il ne semble pas prépondérant; en effet (outre qu'on expliquerait mal dans ce cas la réapparition d'effectifs élevés en fin de nuit), on verra que la diminution des effectifs n'est pas significativement moins importante pour les animaux de petite taille que pour les grands individus. Rappelons que la diminution d'effectifs récoltés pour les petits organismes traduit un enfoncement de ceux-ci, qui, passant ainsi plus de temps dans le chalut au cours de la remontée, sont perdus en plus grande proportion (augmentation de l'échappement, celui-ci étant sensiblement proportionnel au temps que les individus passent dans le filet).

Enfin, on ne peut écarter *a priori* l'hypothèse que les animaux s'enfoncent ou au contraire montent progressivement au cours de la nuit, indépendamment de l'éclairage lunaire. Ainsi, en toute rigueur, même la constatation d'une diminution significative des récoltes après le lever de lune ne sera pas une preuve de l'effet de l'éclairage lunaire, cet enfoncement se produisant peut-être systématiquement. Là encore, il faudra procéder de façon analogique : un effet probable du lever de lune sur les répartitions pourra être admis, non seulement si les récoltes sont significativement différentes avant et après celui-ci, mais encore si cette différence n'est pas observée (ou est nettement moins marquée) au cours de la même période horaire en l'absence de lever de lune (phase NL).

L'ensemble de ces considérations a conduit à diviser l'aire espace-temps à étudier (18-06 heures, 60-165 mètres) en 8 séries (Fig. 1) :

- dans l'espace, 2 couches bathymétriques : d'une part les traits ayant atteint une profondeur de 60 à 120 mètres, d'autre part ceux ayant atteint 120 à 165 mètres.
- dans le temps, 4 tranches successives :
  - . de 18 heures à l'heure du lever de lune en phase PL : zone A de la phase PL, dont l'homologue est A<sub>1</sub> en phase NL,
  - . de 1 heure après le lever de lune en phase PL, à l'heure du lever de lune en phase NL :

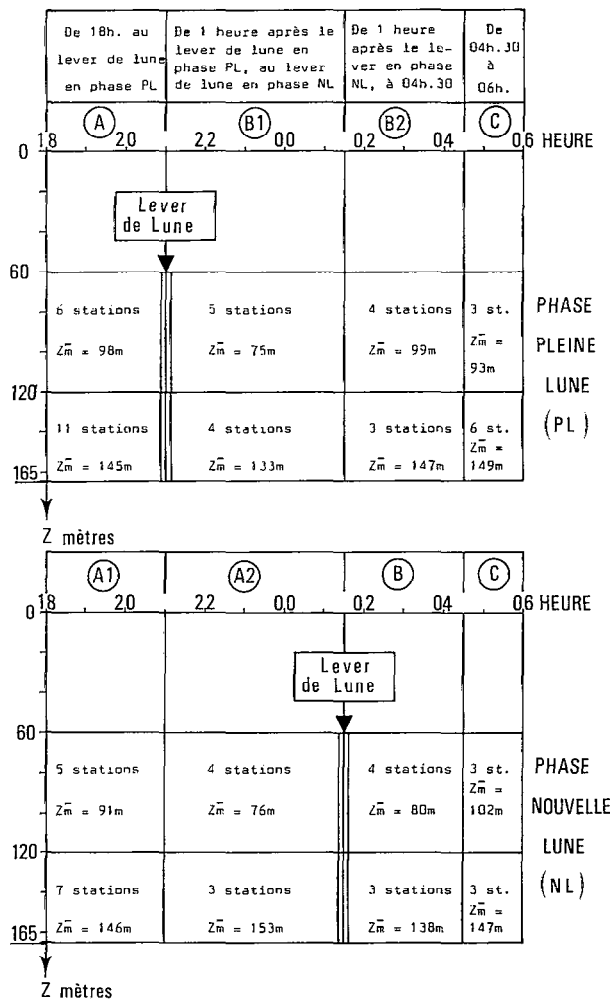


Fig. 1. — Matériel disponible et stratégie de l'analyse.

- zone B<sub>1</sub> en phase PL, dont l'homologue est A<sub>2</sub> en phase NL,
- . de 1 heure après le lever de lune en phase NL, à 04 h 30 : zone B<sub>2</sub> en phase PL, dont l'homologue est B en phase NL,
- . de 04 h 30 à 06 h (phase de migration descendante des animaux) : zone C pour les deux phases.

On remarquera que les immersions moyennes des stations représentatives des différentes aires espace-temps présentent certaines disparités. On pourrait notamment penser qu'une diminution des effectifs de l'aire A à l'aire B<sub>1</sub> est due au fait que la profondeur moyenne des traits (Z<sub>m</sub>) pour la première atteint 98 m, alors qu'elle n'est que de 75 m pour la seconde. Si le matériel disponible n'a pas permis d'éviter ces inconvénients, il faut noter que ceux-ci sont éliminés dans une analyse analogique : l'évolution

de A ( $Z \bar{m} = 98$  m) vers B<sub>1</sub> ( $Z \bar{m} = 75$  m) est comparée à celle qu'on observe de A<sub>1</sub> ( $Z \bar{m} = 91$  m) à A<sub>2</sub> ( $Z \bar{m} = 76$  m).

Les valeurs utilisées pour l'analyse sont les nombres d'organismes effectivement capturés. En effet, la méthodologie du prélèvement ayant été exactement la même pour toutes les stations, et l'analyse consistant à comparer les répartitions verticales aux différentes profondeurs en phase de Pleine Lune (PL) et de Nouvelle Lune (NL) respectivement, il n'était pas nécessaire d'effectuer de calculs correctifs.

La comparaison des séries d'effectifs provenant des différentes aires espace-temps fait appel aux méthodes statistiques. Il s'est toutefois avéré impossible d'appliquer les tests paramétriques (test t); en effet, outre le trop petit nombre de valeurs dans chaque série, contraignant à des regroupements qui s'accompagnent d'une perte d'information, les distributions sont ici très éloignées de la normalité. Diverses transformations normalisantes ( $\log(x+1)$ ,  $\log^2 x$ ) ont été essayées, mais la normalisation obtenue demeurait douteuse, et surtout les variances n'étaient pas stabilisées. On a donc choisi d'employer le test U de MANN-WHITNEY, un des tests non-paramétriques les plus puissants, considéré comme la meilleure alternative au test t lorsque celui-ci n'est pas applicable (SIEGEL, 1956). Le test U est donné par :

$$U = n_1 n_2 + \frac{n_1(n_1+1)}{2} - R_1$$

avec :

$$\left. \begin{array}{l} n_1 : \text{nombre de valeurs dans la série 1} \\ n_2 : \text{nombre de valeurs dans la série 2} \end{array} \right\} n_1 < n_2$$

$R_1$  = somme des rangs attribués aux valeurs de la série 1.

On calcule également  $U' = n_1 n_2 - U$ , seule la plus faible des deux valeurs U ou U', étant utilisée pour entrer dans les tables.

Compte tenu des considérations exposées précédemment, il est cependant nécessaire de souligner que l'extrême complexité de la signification des observations (un même phénomène pouvant se traduire selon les cas par des évolutions opposées des séries d'effectifs), impose une analyse cas par cas (espèce par espèce), le test statistique n'étant pris en considération que lorsque sa signification pourra être définie *a priori*. L'utilisation systématique du test et son interprétation sans référence aux cas d'espèce serait ici d'une absurdité flagrante et conduirait obligatoirement à des conclusions erronées.

## RÉSULTATS ET DISCUSSION.

### 1. Influence apparente de l'éclairement lunaire sur les répartitions verticales nocturnes superficielles.

L'analyse a été effectuée, d'une part sur l'ensemble du peuplement d'euphausiacés, d'autre part sur 9 des espèces les plus abondantes, de façon à mettre éventuellement en évidence des variations spécifiques du comportement. Le tableau 1 regroupe les principaux résultats. Pour les raisons précédemment exposées, l'interprétation sera faite cas par cas. On pourra toutefois faire deux remarques préliminaires : d'une part, comme il a été déjà signalé, des effectifs maxima apparaissent en début (colonne 4 du tableau 1) et en fin (colonne 10) de nuit, pour presque toutes les espèces; d'autre part, la répartition des effectifs correspondant à la première partie de la nuit (col. 4) montre très nettement que la plupart des espèces, et par voie de conséquence l'ensemble des euphausiacés, sont surtout concentrées à ce moment entre 0 et 120 mètres (*T. tricuspidata*, *T. aequalis*, *S. carinatum*, *E. mulica*, *E. gibba*, *E. tenera*), quelques espèces étant par contre plus abondantes en dessous de 120 mètres (*S. abbreviatum*, *N. atlantica*, et surtout *S. affine* qui semble ne pas monter au-dessus de 100 mètres environ).

— *Ensemble des euphausiacés*: dans la couche 0-60/120 mètres, le lever de lune en phase PL se traduit par une diminution hautement significative des effectifs récoltés (coefficient de variation : 0,38), alors qu'en l'absence de lever de lune (phase NL) l'évolution des effectifs n'est pas significative pendant la même période (coeff. 0,83). De plus, la non réapparition d'effectifs élevés en fin de nuit (aire C, colonne 10 du tableau 1) confirme l'enfoncement général des animaux au moment du lever de lune en phase PL. Le même schéma s'observe, atténué, dans la couche 0-120/165 mètres : le lever de lune se traduit par une diminution significative (coeff. 0,50) des effectifs, sans réaugmentation significative en fin de nuit. On peut donc conclure que, en phase de Pleine Lune, le lever de lune provoque un net enfoncement de l'ensemble du peuplement, qui se fait sentir au moins jusqu'à 165 mètres de profondeur.

En phase de Nouvelle Lune, au contraire, et toujours en considérant globalement l'ensemble des euphausiacés, on observe tous les signes d'une grande stabilité des récoltes tout au long de la nuit, sans diminution significative au moment du lever de lune, et avec une tendance à la réapparition d'effectifs élevés en fin de nuit, confirmant que les animaux ne se sont pas enfoncé au cours de la nuit.

— *Thysanopoda tricuspidata*: comme précédemment, le lever de lune en phase PL provoque un net enfoncement au niveau de la couche 0-60/120 mètres (coeff. 0.49, significatif à  $p = 0.05$ ), confirmé par l'absence d'effectifs élevés en fin de nuit, alors qu'aucun appauvrissement des récoltes ne se produit, pendant la même période, en l'absence de lever de lune (phase NL). Par contre, on ne constate aucune fluctuation significative dans la couche 0-120/165 mètres. En ce qui concerne cette espèce, on peut donc conclure à une nette influence de l'éclairage lunaire en phase PL, mais limitée aux 120 premiers mètres.

En Nouvelle Lune, on observe une tendance (non significative cependant) à une montée des animaux jusqu'au lever de lune (enrichissement de la couche 0-60/120 mètres aux dépens de la couche 0-120/165 mètres, même après élimination de la valeur pic due à l'essaïm). Mais, contrairement à ce qu'on a noté pour l'ensemble des euphausiacés, le lever de lune se traduit, comme en phase PL, par un enfoncement très sensible au niveau de la couche 0-60/120 mètres (coefficient de 0,25 significatif à  $p = 0.05$ ). Malgré une diminution (non significative) des effectifs au moment du lever de lune dans la couche 0-120/165 mètres, il ne semble pas y avoir d'enfoncement sensible à cette immersion, où l'on constate, en effet, une nette tendance à la réaugmentation des récoltes en fin de nuit.

Chez *T. tricuspidata*, il semble donc que le lever de lune, même atténué (phase NL), provoque un sensible appauvrissement de la couche 0-60/120 mètres, mais, même en phase PL, ne se fasse pas sentir plus profondément.

— *Thysanopoda aequalis* présente un comportement très voisin de celui de *T. tricuspidata*:

. en PL, forte diminution des effectifs dans la couche 0-60/120 mètres au moment du lever de lune (coefficient 0.24, significatif à  $p = 0.05$ ), non réaugmentation des récoltes en fin de nuit : le lever de lune provoque l'appauvrissement de la couche 0-60/120 mètres. Au contraire, peu d'influence au niveau 0-120/165 mètres : diminution non significative (coeff. 0,78), et forte augmentation en fin de nuit, montrant que les animaux n'ont pas déserté cette couche;

. en NL, forte influence du lever de lune dans la couche 0-60/120 mètres; influence faible ou nulle plus profondément.

— *Stylocheiron carinatum*. Le lever de lune en phase PL se traduit par une diminution importante des récoltes dans la couche 0-60/120 mètres (coeff. 0.10, hautement significatif); mais un appauvrissement presque aussi important s'observe pendant la même période en l'absence de lever de lune

(phase NL : coeff. 0,25 significatif à  $p = 0.05$ ). Il apparaît cependant que les deux situations sont tout à fait différentes : en PL, la réaugmentation des effectifs en fin de nuit est faible (9 individus par station, au lieu de 50 en début de nuit), montrant que l'appauvrissement constaté est bien dû à un enfoncement des animaux. En NL, au contraire, les plus forts effectifs de la couche 0-60/120 mètres s'observent en milieu et fin de nuit, après le lever de lune, ce qui signifie que les organismes n'ont pas déserté cette immersion; l'appauvrissement constaté en début de nuit provient donc vraisemblablement, ici, de ce que l'immersion moyenne des prélèvements de l'aire B<sub>1</sub> est plus faible ( $Z \bar{m} = 75$  m) que celle de l'aire A ( $Z \bar{m} = 98$  m), et se situe au-dessus de la couche de concentration de l'espèce.

En phase PL, l'influence lunaire est encore sensible, bien qu'atténuée, dans la couche 0-120/165 mètres.

— *Stylocheiron abbreviatum* présente également une situation complexe. La signification de la très forte diminution d'effectifs observée au moment du lever de lune en phase PL dans la couche 0-60/120 mètres (coeff. 0.04, hautement significatif) est remise en question par la très forte augmentation qui lui fait suite (coeff. 17.50, significatif à  $p = 0.05$ ); toutefois, en reprenant les données, on constate que cette augmentation provient d'une seule station de l'aire B<sub>2</sub>, qui est en outre particulièrement profonde (115 m). De plus, il n'y a pas d'effectifs élevés en fin de nuit (aire C). Il apparaît donc que l'appauvrissement de la couche 0-60/120 mètres après lever de lune en phase PL est réel; il s'observe également, atténué, dans la couche 0-120/165 mètres.

En phase NL, la situation paraît très similaire à celle de *S. carinatum*: la diminution des effectifs dans la couche 0-60/120 mètres en début de nuit semble due à la différence des profondeurs atteintes par les stations des deux aires, et non à un enfoncement réel des animaux, puisque les plus forts effectifs s'observent en fin de nuit (aire C). Les fluctuations ne sont pas significatives au niveau de la couche 0-120/165 mètres, la forte valeur de l'aire A<sub>2</sub> étant due à un essaïm.

— *Stylocheiron affine* semble ne monter qu'exceptionnellement au-dessus de 100 mètres, de sorte que les effectifs ne sont suffisants que pour la couche 0-120/165 mètres. Aucune influence lunaire n'y est décelable, les situations en phase PL et NL étant très similaires. Dans les deux cas, les forts effectifs capturés en fin de nuit indiquent que le fléchissement des récoltes en milieu de nuit n'est pas dû à un enfoncement des animaux.

- - *Euphausia mulica* ne présente pas de réaction très importantes au lever de lune. Toutefois, la

TABLEAU 1

Nombres moyens d'individus récoltés par station dans les différentes aires espace-temps (cf. fig. 1) et coefficients de variation correspondants. Les coefficients correspondant aux levers de lune sont encadrés. Le test U de MANN-WHITNEY a été appliqué : a) aux coefficients encadrés de la colonne (5) (Lever de lune en phase PL). b) aux coefficients non encadrés de la colonne (5) (homologues des précédents en phase NL, et leur servant de témoins) c) aux coefficients encadrés de la colonne (7) (Lever de lune en phase NL). Ceux qui apparaissent en caractères gras correspondent à des valeurs hautement significatives ( $p = 0.01$ ) ; les caractères normaux, à des valeurs significatives ( $p = 0.05$ ) ; les coefficients *en italique* ne sont pas significatifs à  $p = 0.05$ . Les coefficients dont la signification est imprécise n'ont pas été testés, et figurent entre parenthèses

(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)
Espèces (Nombre total d'individus identifiés au cours des 74 stations)	Phase Lunaire	Couche bathymétrique (mètres)	Aires A et A <sub>1</sub> (18 h. à 21 h env.)	Coefficient de variation (4)/(6)	Aires B <sub>1</sub> et A <sub>2</sub> (21 h. à 01 h 30 env.)	Coefficient de variation (6)/(8)	Aires B <sub>2</sub> et B (01 h 30 à 04 h 30)	Coefficient de variation (8)/(10)	Aires C (04 h 30 à 06 h)
Total euphausiacés (14 317)	PL	0- 60/120	247	<b>0.38</b>	93	(1.12)	104	(0.60)	62
		0-120/165	274	0.50	137	(0.86)	118	(1.21)	143
	NL	0- 60/120	148	<i>0.33</i>	123	<b>1.10</b>	136	(1.43)	195
		0-120/165	401*	<i>0.47</i>	189	<i>0.92</i>	174	(1.44)	250
<i>Thysanopoda tricuspidata</i> (4 320)	PL	0- 60/120	59	0.49	29	(1.79)	52	(0.37)	19
		0-120/165	36	<i>0.94</i>	34	(0.50)	17	(1.24)	21
	NL	0- 60/120	41	<i>1.34</i>	55	0.25	14	(1.29)	18
		0-120/165	251*	<i>0.29</i>	74	<i>0.53</i>	39	(1.79)	70
<i>Thysanopoda aequalis</i> (483)	PL	0- 60/120	9.8	0.24	2.4	(0.33)	0.8	(1.25)	1.0
		0-120/165	8.1	<i>0.78</i>	6.3	(0.75)	4.7	(2.17)	10
	NL	0- 60/120	8.2	<i>0.33</i>	6.8	0.37	2.5	(0.92)	2.3
		0-120/165	9.9	<i>0.61</i>	6.0	<i>0.67</i>	4.0	(2.75)	11
<i>Stylocheiron carinatum</i> (2 664)	PL	0- 60/120	50	<b>0.10</b>	4.8	(1.15)	5.5	(1.63)	9.0
		0-120/165	50	0.32	16	(1.25)	20	(1.35)	27
	NL	0- 60/120	48	0.25	12	<b>4.92</b>	59*	(1.36)	80
		0-120/165	44	<i>0.59</i>	26	<i>1.42</i>	37	(1.78)	66
<i>Stylocheiron abbreviatum</i> (828)	PL	0- 60/120	11	<b>0.04</b>	0.4	(17.50)	7.0	(0.24)	1.7
		0-120/165	23	<b>0.30</b>	6.8	(1.47)	10	(1.00)	10
	NL	0- 60/120	6.8	0.34	2.3	<b>1.52</b>	3.5	(3.43)	12
		0-120/165	15	<i>1.93</i>	29*	<i>0.38</i>	11	(1.18)	13
<i>Stylocheiron affine</i> (239)	PL	0- 60/120	0.5	—	0	—	0.5	—	0
		0-120/165	5.0	<i>0.56</i>	2.8	(2.14)	6.0	(1.28)	7.7
	NL	0- 60/120	0.2	—	0.2	—	0.8	—	0
		0-120/165	7.6	0.39	3.0	<b>1.23</b>	3.7	(2.35)	8.7

\* Valeurs élevées dues à un essaim.

(suite page suivante)

(Tableau 1 fin)

(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)
Espèces (Nombre total d'individus identifiés au cours des 74 stations)	Phase Lunaire	Couche bathymétrique (mètres)	Aires A et A <sub>1</sub> (18 h. à 21 h env.)	Coefficient de variation (4)/(5)	Aires B <sub>1</sub> et A <sub>2</sub> (21 h. à 01 h 30 env.)	Coefficient de variation (6)/(8)	Aires B <sub>2</sub> et B (01 h 30 à 04 h 30)	Coefficient de variation (8)/(10)	Aires C (04 h 30 à 06 h)
<i>Euphausia mutica</i> (2 191)	PL	0- 60/120	44	0.73	32	(0.66)	21	(0.76)	16
		0-120/165	37	0.78	29	(0.62)	18	(1.72)	31
	NL	0- 60/120	19	1.10	21	1.86	39	(0.85)	33
		0-120/165	24	0.96	23	1.43	33	(1.15)	38
<i>Euphausia gibba</i> (1 014)	PL	0- 60/120	30	0.27	8.0	(0.54)	4.3	(0.23)	1.0
		0-120/165	17	1.00	17	(0.82)	14	(0.79)	11
	NL	0- 60/120	15	0.80	12	0.48	5.8	(1.16)	6.7
		0-120/165	17	0.76	13	1.38	18	(0.89)	16
<i>Euphausia tenera</i> (408)	PL	0- 60/120	14	0.50	7.0	(0.90)	6.3	(1.00)	6.3
		0-120/165	5.5	0.73	4.0	(2.33)	9.3	(0.52)	4.8
	NL	0- 60/120	4.6	0.98	4.5	0.33	1.5	(1.80)	2.7
		0-120/165	3.4	0.97	3.3	1.21	4.0	(1.08)	4.3
<i>Nematoscelis atlantica</i> (761)	PL	0- 60/120	9.7	0.06	0.6	(1.33)	0.8	(3.75)	3.0
		0-120/165	19	0.41	7.8	(0.68)	5.3	(1.60)	8.5
	NL	0- 60/120	2.4	2.91	7.0	0.47	3.3	(2.12)	7.0
		0-120/165	23	0.42	9.7	1.96	19	(0.95)	18

diminution des effectifs dans la couche 0-60/120 mètres à la suite du lever de lune en phase PL peut être considéré comme le signe d'une influence lunaire modérée, dans la mesure où une telle diminution ne s'observe pas pendant la période analogue en phase NL, et n'est pas suivie d'une réaugmentation des effectifs en fin de nuit. Par contre, aucun effet de l'éclairement lunaire n'est apparent, ni en phase PL dans la couche 0-120/165 mètres, ni en phase NL dans l'une ou l'autre couche : dans tous ces cas, on constate, en effet, que des effectifs élevés sont capturés après le lever de lune, la diminution des récoltes en milieu de nuit étant par conséquent probablement due à des fluctuations de la surdispersion et/ou aux différences dans les immersions moyennes des stations des différentes aires.

— *Euphausia gibba*: la chute des effectifs après le lever de lune en phase PL dans la couche 0-60/120 m (coeff. 0,27, hautement significatif), chute non observée pour la même période horaire en phase NL,

et la non réapparition de récoltes abondantes en fin de nuit, indique que l'espèce déserte cette immersion dans ces conditions. Au contraire, aucun effet n'est décelable dans la couche 0-120/165 m. En NL, on observe également un approfondissement des animaux après le lever de lune dans la couche 0-60/120 m, moins marqué cependant qu'en PL : diminution des effectifs (coeff. 0,48 significatif à  $p = 0.05$ ), réaugmentation non significative en fin de nuit. Aucune influence lunaire n'est décelable dans la couche 0-120/165 m.

— *Euphausia tenera* présente une situation très voisine de celle de *E. gibba*. Bien que le coefficient de 0,50 ne soit pas significatif ( $p = 0.165$ ), on constate une baisse très sensible des effectifs récoltés après le lever de lune en phase PL dans la couche 0-60/120 m, baisse non observée en période homologue de NL, et non suivie de valeurs plus élevées en fin de nuit; une influence lunaire modérée semble donc probable. Au contraire, aucun effet n'est apparent

dans la couche 0-120/165 m. En phase NL, on observe à peu près la même situation : influence modérée du lever de lune dans la couche 0-60/120 m, aucun effet dans la couche 0-120/165 m.

— *Nematoscelis allantica* offre tous les signes d'une forte réaction à l'éclairement lunaire en phase PL dans la couche 0-60/120 m, qui est pratiquement désertée après le lever de lune; l'approfondissement de l'espèce est encore très sensible dans la couche 0-120/165 m. En phase NL, les effets apparaissent beaucoup moins nets : à peine sensibles dans la couche 0-60/120 m, ils sont inexistantes dans la couche 0-120/165 m.

L'ensemble des résultats présentés ci-dessus est schématisé dans le tableau 2. On peut résumer la situation de la façon suivante :

— en phase de PL, le lever de lune provoque un approfondissement de toutes les espèces, qui se traduit par un appauvrissement très net des 120 premiers mètres. Pour quelques espèces (*S. carinatum*, *S. abbreviatum*, *N. allantica*, et, par voie de conséquence, ensemble des euphausiacés), l'augmentation de l'immersion est assez importante pour

produire une diminution des récoltes dans la couche 120-165 mètres.

— en phase de NL (avec, naturellement, un éclairement non nul puisque les récoltes ont eu lieu en fait entre le Dernier Quartier et la Nouvelle Lune), les effets sont très atténués : 2 espèces seulement (*T. tricuspidata* et *T. aequalis*) montrent une forte réaction dans la couche 0-60/120 mètres, 3 autres une réaction modérée (*E. gibba*, *E. tenera*, *N. allantica*), tandis qu'aucune modification n'est décelable pour *S. carinatum*, *S. abbreviatum*, *E. mutica*, de même que pour les effectifs totaux d'euphausiacés. Au-delà de 120 mètres, aucun effet de l'éclairement lunaire en phase NL n'a été observé.

Il reste enfin à vérifier que cette diminution des effectifs après le lever de lune n'est pas due essentiellement à un évitement plus efficace du filet dans de meilleures conditions d'éclairement. Si tel était le cas, on devrait trouver systématiquement une diminution plus forte pour les animaux de grande taille que pour les petits, puisqu'on peut admettre que les capacités d'évidement des organismes sont sensiblement proportionnelles à leurs dimensions à l'intérieur d'un groupe morphologiquement homogène. On a donc étudié les effets du

TABLEAU 2

Effets du lever de lune sur les répartitions verticales nocturnes superficielles : bilan schématique. ++ : influence forte. + : modérée. 0 : faible ou nulle

Espèces	Effets du lever de lune			
	Phase PL		Phase NL	
	couche 0.60/120 m	couche 0.120/165 m	couche 0.60/120 m	couche 0.120/165 m
Euphausiacés total.....	++	+	0	0
<i>T. tricuspidata</i> .....	++	0	++	0
<i>T. aequalis</i> .....	++	0	++	0
<i>S. carinatum</i> .....	++	+	0	0
<i>S. abbreviatum</i> .....	++	+	0	0
<i>S. affine</i> .....	X	0	X	0
<i>E. mutica</i> .....	+	0	0	0
<i>E. gibba</i> .....	++	0	+	0
<i>E. tenera</i> .....	+	0	+	0
<i>N. allantica</i> .....	++	+	+	0



lever de lune en phase PL sur les espèces qui s'y sont révélé les plus sensibles, en analysant séparément les réactions des gros et des petits individus. Les résultats sont figurés dans le tableau 3.

*Ensemble des euphausiacés.* Les réactions sont très similaires dans les deux groupes de tailles.

*Thysanopoda tricuspidata.* L'évolution des effectifs est d'une ampleur comparable pour les deux catégories de tailles (il y a donc, dans les deux cas, réaction à l'éclairement lunaire), mais de sens opposés. Il semble que cette contradiction soit due au fait que les petits individus sont en majorité concentrés entre 0 et 60 mètres avant le lever de lune et entre 60 et 120 mètres après (d'où des

effectifs plus élevés), alors que les adultes se trouvent à 60-120 mètres avant le lever de lune et plus profondément après (d'où diminution des effectifs).

*Euphausia gibba.* Les comportements des deux groupes de tailles apparaissent très semblables.

*Thysanopoda aequalis et Nematoscelis atlantica.* Les adultes semblent se situer comme chez *T. tricuspidata*, plus profondément que les jeunes, puisqu'ils disparaissent des 120 premiers mètres après le lever de lune. A ceci près, les individus de petite taille paraissent réagir de la même façon que ceux de grande taille.

En conclusion, si un meilleur évitement du chalut est possible dans de meilleures conditions d'éclaire-

TABLEAU 3

Effets du lever de lune en phase PL sur des animaux de tailles différentes. Après utilisation du test U de MANN-WHITNEY, les coefficients ont été inscrits en **caractères gras** s'ils sont hautement significatifs ( $p = 0.01$ ), en caractères normaux s'ils sont significatifs à  $p = 0.05$  et en *italique* s'ils ne sont pas significatifs à  $p = 0.05$ .

Espèces	Longueur totale (mm)	Couche bathymétrique (m)	Nombres moyens d'individus par station dans l'aire A	Coefficient de variation A/B <sub>1</sub>	Nombres moyens d'individus par station dans l'aire B <sub>1</sub>
Total euphausiacés	< 15	0- 60/120	174	0.40	69
		0-120/165	180	0.52	94
	> 15	0- 60/120	73	<b>0.32</b>	23
		0-120/165	94	<i>0.47</i>	44
<i>Thysanopoda tricuspidata</i>	< 18	0- 60/120	5.5	<i>2.36</i>	13
		0-120/165	3.8	<i>1.53</i>	5.8
	> 18	0- 60/120	54	<b>0.30</b>	16
		0-120/165	32	<i>0.88</i>	28
<i>Thysanopoda aequalis</i>	< 15	0- 60/120	5.5	<i>0.44</i>	2.4
		0-120/165	4.0	<i>0.83</i>	3.3
	> 15	0- 60/120	4.3	—	0
		0-120/165	4.1	<i>0.73</i>	3.0
<i>Euphausia gibba</i>	< 12	0- 60/120	16	<b>0.20</b>	3.2
		0-120/165	10	<i>0.88</i>	8.8
	> 12	0- 60/120	14	0.34	4.8
		0-120/165	6.3	<i>1.32</i>	8.3
<i>Nematoscelis atlantica</i>	< 12	0- 60/120	7.0	<b>0.09</b>	0.6
		0-120/165	12	0.54	6.5
	> 12	0- 60/120	2.7	—	0
		0-120/165	7.6	<b>0.17</b>	1.3

ment, il ne semble pas que ce phénomène soit prépondérant. En tout état de cause, il paraît exclu que cette éventuelle modification des capacités d'évitement suffise à expliquer les fluctuations observées. Nous pouvons, par conséquent, conclure que l'éclairement lunaire est, selon toute vraisemblance, le principal responsable des changements de répartition bathymétrique superficielle précédemment analysés.

## 2. Comparaison des répartitions bathymétriques superficielles en phase de Pleine Lune et de Nouvelle Lune.

On a vu au cours du paragraphe précédent quels sont les effets du lever de lune, en phase PL et en phase NL, sur les répartitions verticales superficielles. Il est également intéressant de comparer entre elles les situations bathymétriques observées au cours des deux phases lunaires, aussi bien d'un point de vue pratique dans l'interprétation de données obtenues au cours de phases lunaires différentes, que d'un point de vue théorique, pour déterminer la causalité des comportements verticaux. En effet, si la comparaison des situations *après* lever de lune en phases différentes ne peut être qu'une constatation de fait,

d'intérêt pratique, celle des répartitions *avant* lever de lune peut révéler, si les situations sont significativement différentes, l'existence d'une motivation endogène, puisque indépendante de l'éclairement proprement dit. Cette analyse sera conduite à partir des données figurant dans le tableau 1, en étudiant cette fois la répartition des effectifs dans les aires homologues (A et A<sub>1</sub>; B<sub>1</sub> et A<sub>2</sub>; B<sub>2</sub> et B; C) au cours des deux phases lunaires.

Auparavant, il est indispensable de s'assurer qu'il n'y a pas eu évolution significative des effectifs totaux entre les périodes 28 juin-1<sup>er</sup> juillet d'une part (phase PL) et 4-6 juillet d'autre part (phase NL).

### 2.1. VÉRIFICATION DE LA STABILITÉ DE L'ENSEMBLE DE LA POPULATION PENDANT TOUTE LA PÉRIODE ÉTUDIÉE.

On a sélectionné 16 stations effectuées de nuit (entre 21 h et 04 h), dont la profondeur maximale est comprise entre 250 et 350 mètres. 8 d'entre elles proviennent de la phase PL (toutes ont été réalisées après le lever de lune); les 8 autres, de la phase NL (5 avant le lever de lune, 3 après). Les résultats sont rassemblés dans le tableau 4. On constate qu'il n'y a aucune évolution significative des effectifs

TABLEAU 4

Effectifs moyens récoltés par station (Z max. 250 à 350 mètres, heure 21 h à 04 h) en phase PL et NL. Après utilisation du test U de MANN-WHITNEY, les coefficients de variation ont été figurés en **caractères gras** s'ils sont hautement significatifs ( $p = 0.01$ ), en caractères normaux s'ils sont significatifs à  $p = 0.05$ , en *italique* s'ils ne sont pas significatifs à  $p = 0.05$ .

Espèces	Nombres moyens récoltés par station en phase PL	Coefficient de variation	Nombres moyens récoltés par station en phase NL
Total euphausiacés.....	307*	<i>0.70</i>	215
<i>T. tricuspidata</i> .....	41	<i>1.41</i>	58
<i>T. aequalis</i> .....	7.0	<i>0.84</i>	5.9
<i>S. carinatum</i> .....	17	<i>1.53</i>	26
<i>S. abbreviatum</i> .....	67**	<i>0.40</i>	27
<i>S. affine</i> .....	4.5	<i>1.00</i>	4.5
<i>E. mutica</i> .....	30	<i>0.67</i>	20
<i>E. gibba</i> .....	13	<i>1.08</i>	14
<i>E. tenera</i> .....	4.9	<b>0.27</b>	1.3
<i>N. allantica</i> .....	23	<i>1.04</i>	24

\* Valeur élevée due à 2 essais, l'un de *S. abbreviatum*, l'autre de *E. fallax*.

\*\* Valeur élevée due à un essai.

récoltés, ni pour l'ensemble du peuplement, ni pour les différentes espèces considérées séparément, à l'exception de *Euphausia tenera* qui est significativement moins abondante du 4 au 6 juillet que du 28 juin au 1<sup>er</sup> juillet. *E. tenera* ne sera donc pas utilisée pour la comparaison des deux situations,

non plus que *S. affine* qui est pratiquement absent des 120 premiers mètres.

Ce test de la stabilité des effectifs tout au long de la période considérée démontre en outre que l'influence de la phase et/ou de l'éclairement lunaire ne se fait pas sentir au-delà de 250 mètres environ.

## 2.2. COMPARAISON DES RÉPARTITIONS OBSERVÉES EN PHASE PL ET EN PHASE NL.

Le tableau 5 expose comparativement pour l'ensemble des euphausiacés et pour sept des principales espèces, les situations observées en phase PL et en phase NL. On peut en faire l'analyse suivante :

*Début de nuit* (la lune n'est pas levée, ni en PL, ni en NL).

— Il n'y a pas de différences sensibles de répartition bathymétrique entre les deux phases pour *S. carinatum* et *S. abbreviatum*.

— Par contre, pour les 5 autres espèces et pour l'ensemble des euphausiacés, on constate une

TABLEAU 5

Analyse comparative des situations bathymétriques observées en PL et en NL au cours des différentes parties de la nuit. Les rapports qui semblent traduire une réelle différence dans les deux situations figurent en **caractères gras**

Espèces	<i>Début de nuit</i> : avant lever de lune en phase PL et en phase NL. 18 h à 21 h env. Aires A (PL) et A <sub>1</sub> (NL).			<i>Milieu de nuit</i> : après lever de lune en phase PL, avant lever de lune en phase NL. 21 h à 01 h 30 env. Aires B <sub>1</sub> (PL) et A <sub>2</sub> (NL).			<i>Fin de nuit</i> : après lever de lune en phase PL et en phase NL. 01 h 30 à 04 h 30. Aires B <sub>2</sub> (PL) et B (NL).		
	Rapport des effectifs moyens par station récoltés à 0-60/120 m, aux effectifs moyens par station récoltés à 0-120/165 m.		Rapport des valeurs PL NL	Rapport des effectifs moyens par station récoltés à 0-60/120 m, aux effectifs moyens par station récoltés à 0-120/165 m.		Rapport des valeurs PL NL	Rapport des effectifs moyens par station récoltés à 0-60/120 m, aux effectifs moyens par station récoltés à 0-120/165 m.		Rapport des valeurs PL NL
	PL	NL		PL	NL		PL	NL	
Total euphausiacés...	0.90	0.37	<b>2.43</b>	0.68	0.65	1.05	0.88	0.78	1.13
<i>T. tricuspidata</i> .....	1.64	0.16	<b>10.25</b>	0.85	0.74	1.15	3.06*	0.36	<b>8.50*</b>
<i>T. aequalis</i> .....	1.21	0.83	<b>1.46</b>	0.38	1.13	<b>0.34</b>	0.17	0.63	<b>0.27</b>
<i>S. carinatum</i> .....	1.00	1.09	0.92	0.30	0.46	<b>0.65</b>	0.28	1.60	<b>0.18</b>
<i>S. abbreviatum</i> .....	0.48	0.45	1.07	0.06	0.08	<b>0.75</b>	0.70	0.32**	2.19**
<i>E. mutica</i> .....	1.19	0.79	<b>1.51</b>	1.10	0.91	1.21	1.17	1.18	0.99
<i>E. gibba</i> .....	1.76	0.88	<b>2.00</b>	0.47	0.92	<b>0.51</b>	0.31	0.32	0.97
<i>N. atlantica</i> .....	0.51	0.10	<b>5.10</b>	0.08	0.72	<b>0.11</b>	0.15	0.17	0.88

\* Valeur de signification douteuse, due à un essaim.

\*\* Valeur douteuse, les immersions des stations de l'aire B étant insuffisantes pour cette espèce.

tendance très nette à une immersion plus importante en phase NL. Il semblerait donc qu'il y ait une différence du comportement vertical selon la phase lunaire, puisque l'éclairement est nul et ne peut être invoqué. A moins que cette différence ne soit fortuite, ou provoquée par d'autres facteurs (modifications de l'environnement physique non décelées au cours de la campagne par exemple), elle implique l'intervention, dans ce comportement des mécanismes endogènes.

*Milieu de nuit.* La lune est levée en phase PL, mais non en phase NL. Toutes ces espèces réagissant par un net enfoncement au lever de lune en phase PL, on s'attend logiquement à les trouver plus profon-

dément en PL qu'en NL. C'est ce qui est observé pour *T. aequalis*, *S. carinatum*, *E. gibba*, *N. atlantica*, et, moins nettement, pour *S. abbreviatum*. Par contre, on ne constate pas de différence bathymétrique significative entre les deux phases lunaires pour l'ensemble des euphausiacés, *E. mutica* et *T. tricuspidata*. Dans ces trois cas en effet, l'enfoncement au moment du lever de lune en phase PL compense à peu près exactement le fait que la répartition était, en début de nuit, nettement plus superficielle en PL qu'en NL.

*Fin de nuit.* La lune est levée, aussi bien en PL qu'en NL. C'est la situation la moins claire, puisque tous les facteurs (phase et éclairement) interviennent.

Aussi observe-t-on tous les cas possibles :

— il n'y a pas de différence significative de distribution verticale entre les deux phases pour l'ensemble des euphausiacés, *E. mutica*, *E. gibba* et *N. atlantica* ;

— *T. aequalis* et *S. carinatum* sont situés plus profondément en phase PL ;

— les situations de *T. triscuspidata* et *S. abbreviatum* sont douteuses ; dans le premier cas, la répartition apparemment plus profonde en phase NL est peut-être due à la récolte d'un essaim ; dans le second cas, les stations de l'aire B n'ont pas atteint une profondeur suffisante vis-à-vis de l'espèce considérée.

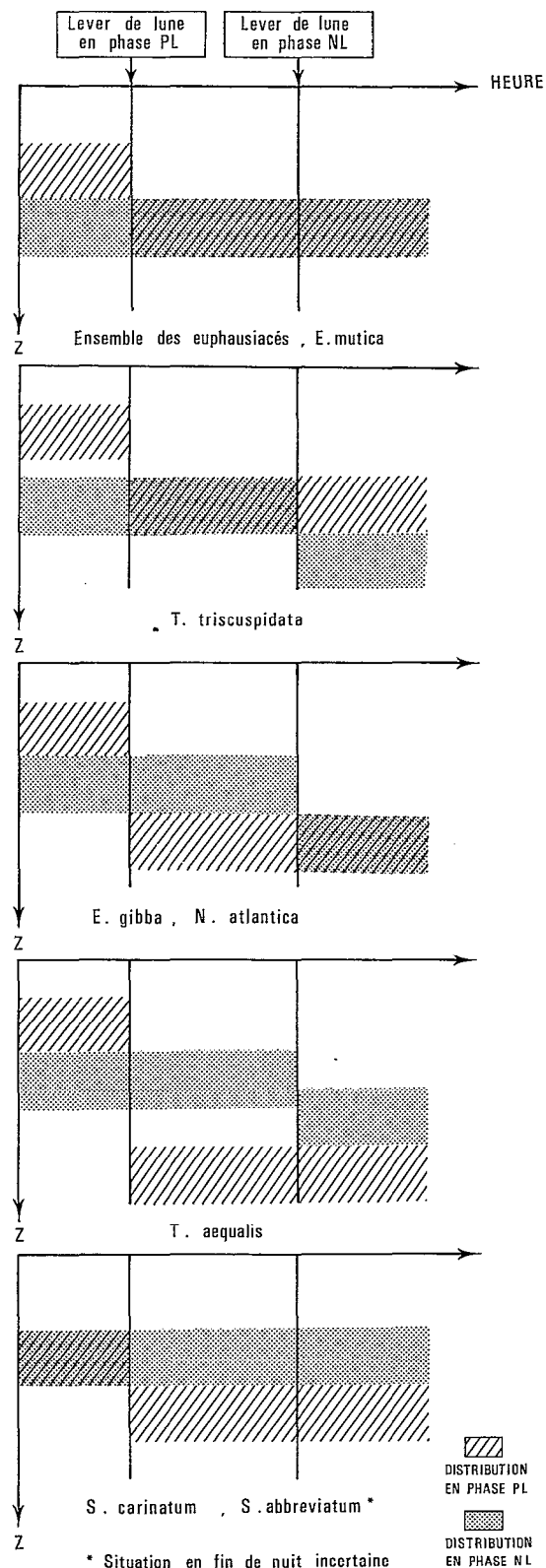
## CONCLUSIONS.

Les réactions de l'ensemble du peuplement d'euphausiacés et des principales espèces prises individuellement, vis-à-vis de l'éclairement et de la phase lunaire, sont schématisées sur la figure 2.

L'analyse ci-dessus exposée permet d'établir les points suivants.

1. Toutes les espèces, et par voie de conséquence l'ensemble des euphausiacés, réagissent à l'éclairement lunaire par un enfoncement qui appauvrit très nettement la couche 0-120 m, et même dans certains cas la couche 120-165 m. Cet approfondissement est très marqué lorsque l'éclairement lunaire est fort (phase pleine lune), absent ou moins net lorsque l'éclairement lunaire est faible (phase dernier quartier/nouvelle lune). Il est donc patent que l'éclairement lunaire a bien une action directe sur les répartitions verticales nocturnes superficielles, et que cette action est sensiblement proportionnelle à son intensité. Par contre, l'absence de différence entre les situations bathymétriques observées en phases de pleine lune et de nouvelle lune pour les prélèvements ayant atteint une profondeur de 250 mètres au moins, confirme bien que l'influence de l'éclairement lunaire ne se fait pas sentir au-delà de cette immersion.

Fig. 2. — Schémas des répartitions verticales nocturnes observées en phases de pleine lune (PL) et de nouvelle lune (NL). Seules les tendances sont figurées, des espèces appartenant au même schéma pouvant occuper des immersions légèrement différentes ; c'est pourquoi l'échelle des profondeurs (Z) n'a pas été précisée. Toutefois, comme pour l'ensemble de cette étude, seuls les 165 premiers mètres sont considérés.



2. La comparaison des situations observées en phase de pleine lune d'une part et en nouvelle lune d'autre part, en début de nuit, c'est-à-dire avant le lever de lune, lorsque l'éclairement lunaire est nul dans les deux cas, amène à constater que l'ensemble des euphausiacés, et 5 des 7 espèces principales, se situent plus profondément en période

de nouvelle lune qu'en pleine lune. Ce fait suggère fortement que, outre l'effet direct de l'éclairement lunaire, les fluctuations des répartitions verticales nocturnes superficielles observées en liaison avec les cycles lunaires sont également sous la dépendance de motivations endogènes.

*Manuscrit reçu au S.C.D. le 16 juillet 1974.*

### BIBLIOGRAPHIE

- GUEREDRAT (J. A.) et FRIESS (R.), 1971. — Importance des migrations nyctémérales de copépodes bathypélagiques. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, IX (2) : 187-196.
- KAMPA (E. M.), 1965. — The euphausiid eye, a re-evaluation. *Vision Res.* 5 : 475-481.
- LEGAND (M.), BOURRET (P.), FOURMANOIR (P.), GRANDPERRIN (R.), GUEREDRAT (J. A.), MICHEL (A.), RANCUREL (P.), REPELIN (R.) et ROGER (C.), 1972. — Relations trophiques et distributions verticales en milieu pélagique dans l'Océan Pacifique intertropical. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.*, X (4) : 303-393.
- MAUHLIN (J.) and FISHER (L. R.), 1969. — The biology of euphausiids. *Advances in marine biology*, 7 : 1-454.
- MICHEL (A.) et GRANDPERRIN (R.), 1970. — Sélection du chalut Isaacs-Kidd 10 pieds. *Mar. Biol.* 6 (3) : 200-212.
- ROGER (C.), 1971. — Distribution verticale des euphausiacés (crustacés) dans les courants équatoriaux de l'Océan Pacifique. *Mar. Biol.* 10 (2) : 134-144.
- ROGER (C.), 1973. — Recherches sur la situation trophique d'un groupe d'organismes pélagiques (Euphausiacea). VI : Conclusion sur le rôle des euphausiacés dans les circuits trophiques de l'Océan Pacifique intertropical. *Mar. Biol.* 19 (1) : 66-68.
- SIEGEL (S.), 1956. — Nonparametric statistics for the behavioral sciences. Mc Graw Hill Book Co. Inc., N. Y., 312 p.