

UN MODÈLE MATHÉMATIQUE DE L'ÉVITEMENT D'UN FILET À
PLANCTON, SON APPLICATION PRATIQUE, ET SA VÉRIFICATION
INDIRECTE EN RECOURANT AU PARASITISME DE L'AMPHIPODE
HYPÉRIDE *VIBILIA ARMATA* Bovallius

PH. LAVAL

Station zoologique, Villefranche-sur-Mer, France

Abstract: An index of avoidance of a net by a pelagic organism, ranging from 0 to 1, is defined and an equation relating it to the diameter and the speed of the net is found. A set of derived equations allow calculation of the proportion of individuals of a given organism avoiding a net, based on comparison of pairs of tows made with nets of two different diameters, or at two different speeds.

The model is tested in an indirect way using the peculiarities of the parasitism of the pelagic amphipod *Vibilia armata* Bovallius. During the night, females of this species hang on their weakly swimming hosts (salps) which cannot avoid the net, while males of the species are free-living and thus capable of avoidance. The proportion of sexes in catches varies with the net diameter and allows one to estimate avoidance values. Data from plankton catches show a good fit with the model predictions.

Data selected from the literature are used to show the application of the equations. High indexes of avoidance for the smaller nets were found for the copepod species tested.

Résumé: L'évitement d'un filet par un organisme pélagique est défini mathématiquement, comme une proportion variant de 0 à 1. Un ensemble d'équations permet son calcul à partir de la comparaison de couples de pêches effectuées avec des filets de diamètres différents, ou trainés à deux vitesses distinctes.

Les prédictions du modèle sont testées d'une manière indirecte en utilisant les particularités du parasitisme d l'amphipode pélagique *Vibilia armata* Bov. Pendant la nuit les femelles restent accrochées à leurs hôtes peu mobiles (salpes), et ne peuvent éviter le filet, tandis que les males sont libres et réagissent à l'approche du filet. La proportion des sexes dans les prises varie avec le diamètre du filet et permet ainsi d'estimer l'évitement. Les résultats expérimentaux montrent un bon accord avec les calculs théoriques.

Des données tirées de la littérature sont utilisées pour montrer comment appliquer pratiquement les équations. Pour plusieurs espèces de copépodes on trouve des valeurs d'évitement élevées pour les filets de faible diamètre.

INTRODUCTION

Il ne sera question dans ce travail que de l'évitement à l'approche du filet ("avoidance"). Je ne m'occuperai pas ici des questions liées à l'échappement à travers les mailles ("escapement").

Un organisme capable de détecter suffisamment tôt l'approche du filet, et de s'enfuir en nageant assez rapidement, peut parvenir à se mettre hors d'atteinte de l'ouverture de l'engin. Bien avant que des solutions mathématiques soient proposées, de nombreux auteurs (voir par exemple la revue de Clutter & Anraku, 1968) avaient abordé ce problème d'une manière empirique. Ils essayaient de mettre en évidence l'évitement en comparant les prises de deux filets différant par le diamètre ou la

vitesse de trait; l'effet de la vision était évalué en comparant les prises de jour et de nuit, en eau claire et en eau trouble, etc. De cette manière on ne pouvait parvenir qu'à un résultat *relatif*, par rapport au filet de référence. De plus la forte variabilité des prises d'un filet à plancton rend difficile une comparaison qui devrait être faite toutes choses égales par ailleurs. Malgré les divergences qui en résultent, la plupart des auteurs semblent d'accord pour considérer que l'évitement est un facteur important, spécialement pour les organismes de taille importante (euphausiacés, larves de poissons par exemple).

Les solutions mathématiques qui permettraient une détermination de l'évitement *absolue*, et non plus relative, ont été assez longues à apparaître. A partir d'un premier essai de Barkley (1964), plusieurs auteurs (Fleminger & Clutter, 1965; Clutter & Anraku, 1968; Gilfillan, cité par les précédents; Murphy & Clutter, 1972) ont proposé des équations, dont aucune n'est satisfaisante. Récemment, Barkley (1972) a donné une solution correcte, mais qui n'est valable que dans le cas particulier où l'animal s'enfuit en adoptant l'angle de fuite correspondant à l'évitement maximal.

Je proposerai ici une équation générale, valable pour toutes les valeurs de l'angle de fuite. Je mettrai de plus l'accent sur une méthode permettant de déterminer l'évitement en comparant les prises de deux filets de diamètres différents traînés l'un à côté de l'autre. Il est de la sorte possible d'échantillonner pratiquement le même milieu. Les déterminations réalisées en traînant successivement le même filet à deux vitesses différentes se heurtent en effet à des difficultés pratiques considérables, du fait de la variabilité des prises.

Le modèle sera ensuite testé d'une manière originale, en étudiant les captures d'un amphipode parasite dont le mâle évite le filet, tandis que la femelle, accrochée à son hôte peu mobile, ne le peut pas.

Enfin les précautions à prendre lors de l'application des équations seront montrées sur deux exemples tirés de la littérature.

ÉTUDE THÉORIQUE DE L'ÉVITEMENT

DÉFINITION

Nous définirons l'évitement E d'un filet, pour un organisme donné, comme la proportion du nombre d'individus qui ne sont pas pris par rapport au nombre d'individus potentiellement rencontrés par le filet.

Cette proportion varie de 0 (tous les individus rencontrés sont pris) à 1 (aucun individu placé sur le trajet du filet n'est capturé). On obtient le pourcentage d'individus qui évitent le filet en multipliant E par 100. Si l'on appelle C la proportion d'individus capturés par rapport aux individus rencontrés (ce qui correspond à l'efficacité de capture ou "catching efficiency" de Clutter & Anraku, 1968), on a:

$$E = 1 - C \text{ avec } C = \text{capturés/rencontrés} \quad (1)$$

DÉTERMINATION DU RAYON DU CERCLE D'ÉVITEMENT

Considérons (Fig. 1) un filet de rayon R , se déplaçant à une vitesse U , détecté à une distance x_0 par un organisme situé en A, qui s'enfuit à une vitesse u en faisant un angle θ avec la direction du filet (j'ai repris, dans un souci d'uniformité, les principales notations de Barkley, 1964). Ce que représentent exactement ces différents paramètres fera l'objet d'une discussion ultérieure (p. 63).

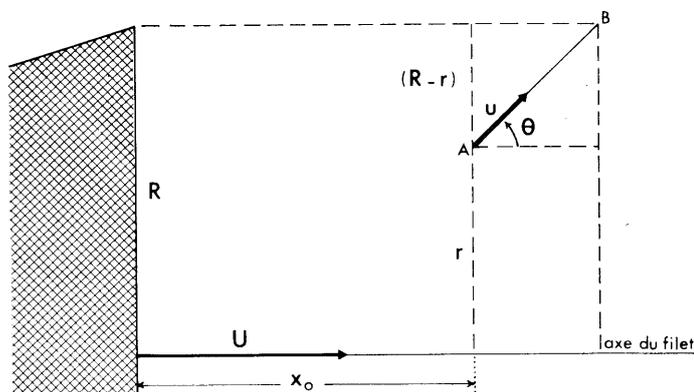


Fig. 1. Représentation géométrique correspondant à la situation pour laquelle tous les individus situés à l'intérieur du cercle de rayon r sont capturés et tous ceux se trouvant à l'extérieur évitent le filet. Pour les autres notations, voir le texte.

Pour que cet organisme soit capturé, il faut que le filet parvienne au point B, à partir duquel l'animal est hors d'atteinte, avant lui. Le temps mis par l'individu pour atteindre B devant être inférieur à celui mis par le filet pour arriver au même point, on a donc à la limite (l'organisme étant alors situé à une distance r mesurée perpendiculairement à l'axe du filet):

$$\frac{(R-r)/\sin \theta}{u} = \frac{x_0 + (R-r) \cot \theta}{U} \quad (2)$$

On en tire r (rayon du cercle d'évitement, à l'intérieur duquel l'animal est toujours capturé):

$$r = R - x_0 \frac{u \sin \theta}{U - u \cos \theta} \quad (3)$$

Notons que Barkley (1964) était arrivé à une équation comparable (équation 4 de l'appendice de son travail), en considérant à l'inverse qu'un individu situé à une distance quelconque r_0 de l'axe ne pouvait être capturé que par un filet ayant un rayon minimum R_{\min} égal à:

$$R_{\min} = r_0 + x_0 \frac{u \sin \theta}{U - u \cos \theta}$$

ÉQUATION DE L'ÉVITEMENT

Nous pouvons maintenant calculer l'efficacité de capture C . En effet, pour être capturé, un individu doit se trouver, au moment où il détecte le filet, à l'intérieur du cercle de rayon r , tandis que les individus potentiellement rencontrés par le filet sont ceux situés à l'intérieur du cercle de rayon R . Le rapport C sera donc égal au rapport des surfaces des deux cercles, ou, ce qui revient au même, au rapport des carrés de leurs rayons:

$$C = \left(R - x_0 \frac{u \sin \theta}{U - u \cos \theta} \right)^2 / R^2$$

Si on considère le diamètre D du filet au lieu du rayon R , on a:

$$C = \left(D - 2x_0 \frac{u \sin \theta}{U - u \cos \theta} \right)^2 / D^2 \quad (4)$$

La valeur de l'évitement s'obtient en reportant la valeur de C dans l'équation (1):

$$E = 1 - \left(D - 2x_0 \frac{u \sin \theta}{U - u \cos \theta} \right)^2 / D^2 \quad (5)$$

Nous simplifierons pour la suite l'écriture de cette équation en posant:

$$V = u \sin \theta / (U - u \cos \theta) \quad (6)$$

L'équation (5) s'écrit alors:

$$E = 1 - (D - 2x_0 V)^2 / D^2 \quad (7)$$

ÉTUDE DE L'ÉVITEMENT EN FONCTION DU DIAMÈTRE DU FILET

Nous admettrons que pour un filet donné, dans les mêmes conditions externes, la valeur résultante moyenne de la vitesse u , de l'angle θ et de la distance de réaction x_0 (pour un organisme donné, et à condition qu'il y ait un nombre important de rencontres) ne dépendent pas du diamètre ni de la vitesse du filet. On peut donc les assimiler à des constantes. Une discussion de ces paramètres, notamment en ce qui concerne x_0 , fera l'objet des pp.63-65. Nous étudierons d'abord l'évitement lorsque le diamètre varie, et que la vitesse du filet est, elle aussi, tenue constante.

La fonction $E = f(D)$, dans l'intervalle (0 à 1), n'est pas définie pour $D = 0$; elle prend la valeur $E = 1$ pour $D = 2x_0 V$ et a pour asymptote $E = 0$ (Fig. 2). La branche montante de la fonction (en traits interrompus sur la Fig. 2) n'a pas de réalité physique (car $D - 2x_0 V$, le diamètre du cercle d'évitement, ne peut être négatif).

Nous voyons donc que $D_{\min} = 2x_0 V$ représente le diamètre à partir duquel le filet commence à capturer l'organisme. L'évitement E décroît ensuite d'abord rapidement avec l'augmentation du diamètre, puis ne diminue ensuite que lentement, la constante $2x_0 V$ devenant petite par rapport à D .

D'un point de vue pratique, on peut calculer que la valeur assez faible $E = 0.1$

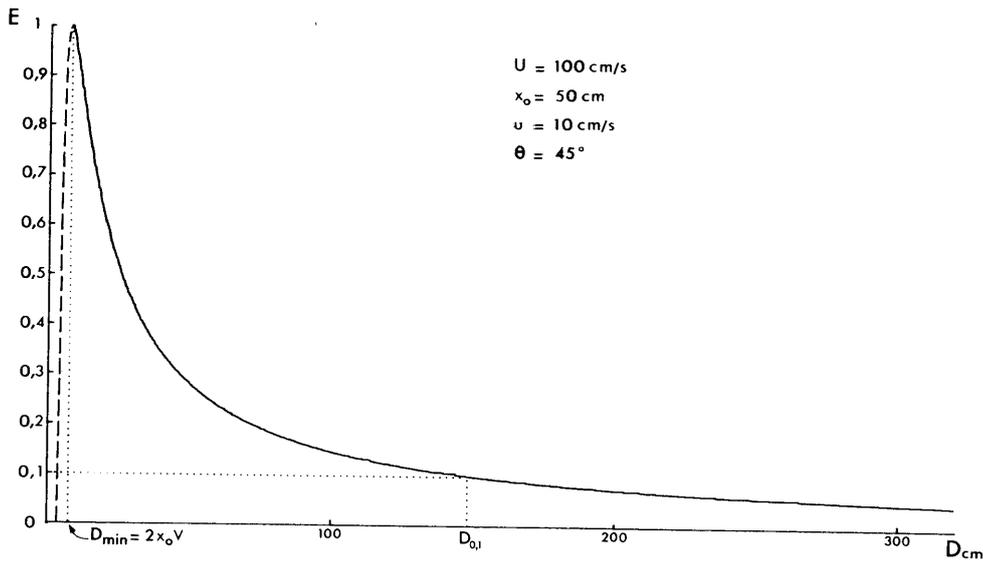


Fig. 2. Courbe représentative de l'évitement E en fonction du diamètre D du filet, pour une vitesse du filet U donnée; à titre d'exemple, la fonction a été calculée avec les valeurs indiquées des différents paramètres; la branche montante (en trait interrompu) n'a pas de réalité physique.

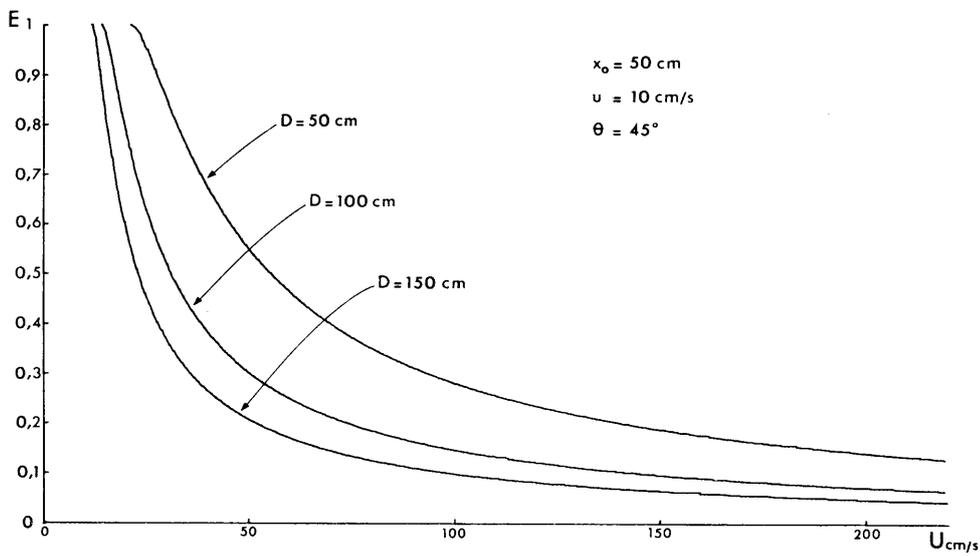


Fig. 3. Courbe représentative de l'évitement E en fonction de la vitesse du filet U , pour trois diamètres différents D du filet, et pour les valeurs indiquées des autres paramètres.

(évitement de 10 %), au-delà de laquelle il faudrait considérablement augmenter le diamètre pour réduire encore l'évitement, est réalisée pour :

$$D_{0.1} = 19.49 D_{\min}$$

ÉTUDE DE L'ÉVITEMENT EN FONCTION DE LA VITESSE DU FILET

Si l'on étudie maintenant la fonction $E = f(U)$, D étant constant, on voit qu'elle donne lieu à une courbe de même forme que la précédente, la valeur $E = 1$ étant atteinte pour $U_{\min} = u \cos \theta + 2x_0 u \sin \theta / D$, et la valeur $E = 0.1$ pour :

$$U_{0.1} = u \cos \theta + 19.49(2x_0 u \sin \theta) / D$$

Cette courbe est représentée Fig. 3, pour 3 valeurs de D et des valeurs arbitraires, mais possibles, des autres paramètres.

DÉTERMINATION DE E POUR UN FILET TRAÎNÉ À UNE VITESSE DONNÉE

Dans un milieu comportant une densité de N individus par m^3 d'un organisme, un filet de diamètre D_1 va capturer N_1 individus par m^3 . Un second filet identique au premier sauf pour le diamètre D_2 va capturer, à la même vitesse, N_2 individus par m^3 . D'après l'équation (1), $N_1 = C_1 N$ et $N_2 = C_2 N$. Donc $N_1/N_2 = C_1 N/C_2 N = C_1/C_2$. Nous appellerons d le rapport N_1/N_2 des prises par m^3 des deux filets. On aura donc, d'après l'équation (4) écrite avec la convention (6) :

$$d = \frac{(D_1 - 2x_0 V)^2}{D_1^2} \bigg/ \frac{(D_2 - 2x_0 V)^2}{D_2^2} \quad (8)$$

On en tire :

$$2x_0 V = D_{\min} = D_1 D_2 (1 - \sqrt{d}) / (D_2 - D_1 \sqrt{d}) \quad (9)$$

Cette valeur reportée dans l'équation (7), permet de calculer l'évitement pour n'importe quel diamètre de filet correspondant à la même vitesse de trait, ainsi que $D_{0.1}$.

DÉTERMINATION DE E POUR UN FILET DE DIAMÈTRE DONNÉ

On ne peut pas appliquer le même raisonnement dans le cas d'un filet traîné à deux vitesses différentes U_1 et U_2 et donnant un rapport des prises par m^3 d . En effet l'évitement n'est pas fonction de U (comme il était fonction de D) mais de $(U - u \cos \theta)$. Ce n'est qu'à la condition de connaître $u \cos \theta$ que l'on peut obtenir :

$$2x_0 u \sin \theta = D(\sqrt{d} - 1) \bigg/ \left(\frac{\sqrt{d}}{U_2 - u \cos \theta} - \frac{1}{U_1 - u \cos \theta} \right) \quad (10)$$

Une comparaison graphique permet de voir cependant que tant que u est plus petit que $1/5$ de U_1 , on peut confondre $(U - u \cos \theta)$ et U . Dans ce cas U_{\min} peut être assimilé à : $2x_0 u \sin \theta / D$.

Ce n'est qu'avec cette approximation que l'on peut considérer comme valide l'équation proposée par Gilfillan (in Clutter & Anraku, 1968).

On démontre également que, pour obtenir à une vitesse U_1 le même évitement que

l'on a obtenu à la vitesse U_2 pour un diamètre D , il faut avec U_1 multiplier ce diamètre par: $(U_2 - u \cos \theta)/(U_1 - u \cos \theta)$.

Cette correction est utile dans le cas où, pour l'expérience précédente, les deux filets n'ont pas été traînés exactement à la même vitesse. Il faut évidemment pour cela connaître $u \cos \theta$, mais si on peut déterminer (expérimentalement, ou par analogie avec d'autres espèces) que u est inférieur à 1/5 de U , on peut corriger l'un des diamètres en le multipliant simplement par le rapport des vitesses de trait.

DÉTERMINATION DE TOUS LES PARAMÈTRES

La méthode suivante permet théoriquement de déterminer tous les paramètres de l'équation. On fait deux séries de pêches (toujours dans des conditions de densité comparables d'organismes, ce qui est pratiquement très difficile à réaliser, comme nous le verrons par la suite), avec deux diamètres de filets différents, D_1 et D_2 . a) On traîne D_1 et D_2 à une première vitesse, U_1 . On obtient un rapport des prises ramenées au m^3 , d_1 , qui permet de calculer (équation 9) $2x_0 V_1$. b) On traîne les mêmes filets D_1 et D_2 à une seconde vitesse U_2 . Le rapport d_2 donne $2x_0 V_2$. Le rapport $\delta = 2x_0 V_1/2x_0 V_2$ n'est autre que le rapport des projections des vitesses $(U_2 - u \cos \theta)/(U_1 - u \cos \theta)$. On en tire $u \cos \theta$:

$$u \cos \theta = (\delta U_1 - U_2)/(\delta - 1) \quad (11)$$

La valeur de $u \cos \theta$ permet de trouver $2x_0 u \sin \theta$ à partir de $2x_0 V_1$ ou de $2x_0 V_2$:

$$2x_0 u \sin \theta = 2x_0 V_1 (U_1 - u \cos \theta) = 2x_0 V_2 (U_2 - u \cos \theta) \quad (12)$$

On possède alors les deux groupes de paramètres, $2x_0 u \sin \theta$ et $u \cos \theta$, qui permettent de calculer (équation 5) l'évitement pour tous les diamètres et toutes les vitesses de trait. Ils caractérisent les possibilités d'évitement d'un organisme donné.

Si expérimentalement on peut évaluer u , on pourra connaître séparément x_0 et θ .

DISCUSSION DES DIFFÉRENTS PARAMÈTRES

Diamètre du filet D

Comme l'a déjà fait remarquer Barkley (1964), ce n'est pas du diamètre réel de l'ouverture dont il faut tenir compte, mais de celui de la zone effectivement filtrante. Celui-ci est égal au diamètre de l'ouverture du filet multiplié par la racine carrée du coefficient de filtration. On voit qu'une correction du diamètre réel ne s'impose que lorsque le coefficient de filtration est inférieur à 0.90 (ou supérieur à 1.10) environ.

Lorsqu'on détermine $2x_0 V$ par comparaison de deux filets de diamètres différents traînés à la même vitesse, cette correction n'est pas nécessaire, à condition que les coefficients de filtration des deux filets soient les mêmes. Dans le cas contraire, on est conduit à une formulation différente de l'équation (9), en tenant compte des deux diamètres corrigés. Si on calcule $2x_0 u \sin \theta$ en comparant les prises d'un même filet

à deux vitesses différentes, il faut que la vitesse la plus faible soit supérieure à 60 cm/s, car en dessous le coefficient de filtration varie fortement avec la vitesse (Tranter & Smith, 1968).

Vitesse du filet U

Il s'agit de la vitesse par rapport à l'eau au niveau de l'animal. Lorsque c'est réalisable, il ne faudrait pas employer la vitesse de trait mesurée en surface ou par rapport au fond, mais celle mesurée par un enregistreur placé sur le filet.

Vitesse de l'animal u

Ainsi que l'a déjà remarqué Barkley, 1964 ("We are not concerned with the details of the movement of the organism, but only with the initial and final conditions"), u est la distance en ligne droite (ou plutôt sa projection sur le plan sagittal) entre le point de départ et le point où le bord du filet atteint le plan de l'animal, divisée par le temps écoulé entre ces deux positions. Le plan sagittal est défini par l'axe du filet et la position de départ de l'animal. Si l'organisme ne parcourt pas cette distance en ligne droite ou en restant dans le plan sagittal, la vitesse u sera plus petite que la vitesse de fuite réelle de l'animal. De plus, quand on considère un trait de filet, u est un u "résultant" pour tous les trajets des animaux rencontrés.

On peut montrer qu'au delà d'une vitesse $u_{\max} = DU/(2x_0 u \sin \theta + D \cos \theta)$, l'organisme n'est plus capturé par le filet.

Angle θ

C'est l'angle que fait sur le plan sagittal la projection du vecteur \vec{u} avec la parallèle à l'axe du filet menée par la position initiale de l'organisme. Cet angle, compris entre 0 et 180°, doit être mesuré dans le sens trigonométrique.

Pour un animal doté d'une vitesse de fuite u donnée, il existe un angle θ^* optimal, pour lequel l'évitement E est maximal. Cet angle se calcule facilement en cherchant la valeur du maximum de la fonction $E = f(\theta)$. Il est tel que $\cos \theta^* = u/U$. On voit que si u est faible devant U , cet angle est proche de 90°. Il est à mon sens peu probable que l'angle moyen résultant du trajet entre la position initiale et la position finale de tous les animaux rencontrés soit égal à θ^* . Il me semble plus plausible de supposer que les animaux alarmés par une perturbation s'enfuient en moyenne dans le sens du déplacement de cette perturbation. Si c'est par exemple un front d'onde plus ou moins sphérique qui constitue le stimulus alarmant, θ sera voisin de 45°. De plus, si les animaux adoptaient l'angle θ^* pour s'enfuir, cela signifierait qu'ils tiennent compte à chaque fois de la vitesse du filet, puisque θ^* est fonction de U . Cela me paraît difficile à admettre. Tant que nous ne posséderons pas de données d'observation sur le comportement de fuite des différents organismes, il semble que $\theta = 45^\circ$ soit la moins mauvaise valeur provisoire à considérer.

Distance de réaction x_0

C'est la distance, mesurée sur l'axe du filet, entre l'entrée du filet et la projection

de la position de l'organisme au moment où il commence à réagir. On démontre qu'au-delà d'une distance $x_{\max} = D(U - u \cos \theta) / 2u \sin \theta$ l'animal n'est plus capturé par le filet.

Dans tout ce qui précède nous avons considéré que x_0 était une constante, ou tout au moins avait une valeur résultante constante pour des conditions de pêche données. Néanmoins si l'animal est mis en alerte par une 'onde de pression' précédant le filet, ou par les vibrations émises, par exemple, on peut penser que x_0 dépend alors non seulement des capacités de perception de l'organisme (assimilables à une constante), mais aussi de la force des perturbations alarmantes engendrées par le filet, qui est une fonction complexe de sa taille, de sa forme et de sa vitesse.

Nous ne savons rien de l'importance relative de ces deux facteurs. Même si le second était dans certains cas prépondérant il ne semble pas cependant que la distance à laquelle le filet émet les stimuli d'alerte soit linéairement proportionnelle au diamètre: un grand filet a en général une porosité plus grande qu'un petit – sinon sa résistance à l'avancement serait trop forte – de sorte que l'onde de pression qui le précède doit se trouver à une distance plus ou moins constante de l'ouverture. Des études d'hydrodynamique des filets, et la détermination de la distance de perception de différents organismes ainsi que des stimuli mis en cause, seraient nécessaires pour résoudre cette question.

Il faudrait également tenir compte, pour des animaux se déplaçant en bancs, des suggestions de Bourdillon (1971) et de Barkley (1972). Ces auteurs font remarquer que dans ce cas, le comportement de l'animal le plus proche du filet, qui est le premier alerté, retentit sur ses voisins. De proche en proche, tout le banc est ainsi alerté. On peut supposer que l'angle de fuite sera aussi commun à tous les individus. Dans ces conditions, le banc se comporte comme un organisme unique, avec une distance de réaction x_0 plus importante que celle des animaux isolés.

CRITIQUE DES AUTRES MODÈLES PROPOSÉS

Barkley (1964)

La première publication de Barkley a eu le mérite de mettre en évidence les principaux paramètres du problème. Dans ce travail, Barkley n'a pu éliminer le paramètre r_0 (la position de l'animal par rapport à l'axe du filet) et parvenir ainsi à une équation permettant de calculer l'évitement.

Fleminger & Clutter (1965)

Ces auteurs supposent que la surface de la zone de capture ("effective sampling area") de chaque petit filet est égale à la surface d'entrée du grand filet multipliée par le rapport des prises (ajustées), ce qui s'écrit avec nos conventions:

$$\pi r_1^2 = \pi R_2^2 \cdot N_1 / N_2 \quad \text{ou} \quad d = r_1^2 / R_2^2$$

Or nous avons vu (équation 8) qu'en réalité (car $r = R - x_0 V$, équation 3):

$$d = \frac{r_1^2/R_1^2}{r_2^2/R_2^2}.$$

De ce fait, ce que Fleminger & Clutter appellent Δr , "minimum width of peripheral escape zone", et qui n'est autre que notre $x_0 V$, est égal à (équation 9):

$$\Delta r = x_0 V = R_1 R_2 (1 - \sqrt{d}) / (R_2 - R_1 \sqrt{d})$$

et non à $R_1 - R_2 \sqrt{d}$ (ce qui correspond à leur dernière équation, écrite avec nos conventions).

Clutter & Anraku (1968)

Clutter & Anraku donnent, mais sans expliquer comment ils y parviennent, une équation permettant de calculer l'efficacité de capture ("catching efficiency"), en fonction du rayon du filet et de a , trajet parcouru par l'animal entre le moment où il réagit et celui où le filet atteint son plan. En admettant que cette équation soit correcte, elle ne serait d'aucune utilité, ni d'un point de vue théorique (car a dépend d'une façon inconnue de tous les paramètres liés à l'évitement: distance de réaction, vitesse du filet, angle de fuite, etc.), ni d'un point de vue pratique (car a n'est pas mesurable expérimentalement).

Gilfillan (in Clutter & Anraku, 1968)

Nous avons vu que l'équation de Gilfillan n'est valable que lorsque u est inférieur à $1/5$ de U . Son utilité pratique est, de toute façon, réduite (de même que celle de l'équation générale (10)), car la comparaison de deux traits réalisés avec le même diamètre à deux vitesses différentes se heurte à la difficulté considérable d'échantillonner lors de chaque coup de filet des milieux de même densité. Nous verrons ce point plus en détail à la fin de cette étude.

Barkley (1972)

Dans ce second travail, Barkley établit une équation donnant l'efficacité de capture (qu'il appelle P_c), en partant de l'équation (7) de sa publication de 1964. Cette équation donnait la vitesse minimale de fuite u_c , correspondant à l'angle optimal de fuite θ^* pour un organisme placé à une distance r_0 de l'axe du filet. En conséquence, l'équation (6) de Barkley (1972) permet de calculer l'efficacité de capture (C dans ma notation) uniquement dans le cas où l'animal adopte l'angle optimal de fuite θ^* . Cet angle est tel que $\cos \theta^* = u_c/U$, comme on le vérifie aisément en mettant la valeur de r à la place de r_0 dans l'équation (2) de Barkley (1972). Nous avons vu que cette valeur de θ^* était également celle qui correspond au maximum de la fonction $E = f(\theta)$. L'équation (6) de Barkley (1972) est donc un cas particulier de l'équation (4) exposée ici, correspondant à un angle de fuite optimal tel que $\cos \theta^* = u/U$.

En supposant que l'angle θ résultant de la fuite moyenne des organismes rencontrés est l'angle optimal qui maximise l'évitement, on élimine une inconnue du problème. La question reste de savoir si les organismes sont toujours "mathematically inclined and rational", selon l'expression de Murphy & Clutter (1972). J'ai exposé les raisons qui m'amènent à penser que c'est peu vraisemblable. Il serait intéressant de le vérifier expérimentalement, peut-être au moyen de prises de vue stéréoscopiques, ainsi que le suggère lui-même Barkley (1972).

Une étude graphique permet de voir que l'équation (6) de Barkley (1972) donne des résultats voisins à 5 % près de ceux de l'équation (4) proposée ici lorsque θ est compris entre 50° et 70° (entre 50° et 90° tant que u est inférieur à $\frac{1}{2}$ de U). Pour les valeurs de θ inférieures à 50° , l'écart croît rapidement à mesure qu'on se rapproche de 0° .

Après cette étude théorique, nous allons examiner, sur des données tirées de la littérature, les difficultés pratiques que soulève l'application des équations précédentes. Mais auparavant, nous allons essayer d'obtenir une confirmation du modèle d'une manière indépendante.

ÉTUDE, CHEZ L'AMPHIPODE PÉLAGIQUE *VIBILIA ARMATA*, DU RAPPORT DES SEXES DANS LES PÊCHES

INTRODUCTION

Chez plusieurs espèces d'Amphipodes pélagiques (Hypérides), le nombre de femelles prises par le filet est en moyenne beaucoup plus grand que celui des mâles. J'ai remarqué que cette proportion dépendait souvent du diamètre du filet. Il s'agit dans tous les cas de parasites de formes peu mobiles du macroplancton (salpes, méduses, cténophores). Leur biologie est encore mal connue, mais on a pu montrer chez certaines espèces (voir discussion, p. 76) que les mâles adultes menaient une vie libre dans le plancton, tandis que les femelles restaient liées à leur hôte. Si on admet, et nous verrons qu'il y a plusieurs raisons de le penser, que chez ces espèces le nombre de mâles est en réalité dans le milieu à peu près égal à celui des femelles (et si l'échantillonnage est réalisé de façon telle que les deux sexes aient été rencontrés par le filet avec la même fréquence), on peut attribuer la différence observée à l'évitement du filet par les mâles plus mobiles. Il devient alors possible d'évaluer l'évitement et de comparer les résultats observés avec les prédictions du modèle exposé plus haut. En effet, le nombre de mâles dans les pêches donne directement, dans l'équation (1), le nombre d'individus capturés, tandis que le nombre de femelles (qui, accrochées à leur hôte, n'ont pu éviter le filet) représente le nombre de mâles rencontrés, puisqu'elles sont, dans le milieu, en nombre équivalent aux mâles. Bien entendu, pour que ce raisonnement soit valable, il faut faire un certain nombre d'hypothèses, dont les plus importantes concernent la répartition des mâles et des femelles, ainsi que d'autres sur leurs comportements respectifs. Ces hypothèses seront discutées en détail plus loin (p. 75).

J'utiliserai pour cette étude une espèce relativement abondante. *Vibilia armata* Bov. Elle parasite les salpes (Laval, 1963), Tuniciers qui, surtout sous la forme de chaînes de blastozoïdes sous laquelle on les rencontre le plus fréquemment, sont peu susceptibles d'éviter le filet. Sa forme est gammaroïde, et sa taille, d'environ 8 mm à l'état adulte, correspond à une section suffisamment grande pour prévenir l'échappement à travers les mailles des filets utilisés. La taille est à peu près la même chez les deux sexes, ce qui n'entraîne pas *a priori* des vitesses de fuite très différentes.

ASPECTS THÉORIQUES

Nous appellerons $S = (\text{nombre de mâles}/\text{nombre de femelles})$ le rapport des sexes trouvés dans les pêches. Si l'on fait l'hypothèse que les femelles, accrochées aux salpes, ne peuvent éviter le filet, le nombre de femelles capturées (à condition qu'elles soient, dans le milieu échantillonné, en nombre équivalent aux mâles) donnera une estimation du nombre de mâles rencontrés par le filet. Si toutes les femelles sont accrochées aux salpes, le rapport $S = (\text{mâles capturés}/\text{mâles rencontrés})$, n'est autre que C figurant dans l'équation (1).

Nous n'avons cependant pas de preuve que toutes les femelles soient, au cours de l'échantillonnage, accrochées aux salpes. Il nous faut donc étudier ce que représente le rapport S , calculé à partir du résultat des pêches, si une proportion k de femelles sont libres, et évitent le filet comme les mâles.

Si, pendant l'échantillonnage, le filet rencontre N mâles et N femelles, il va capturer CN mâles, CkN femelles libres et $(N - kN)$ femelles accrochées aux salpes. Le rapport S trouvé dans les pêches représentera alors:

$$S = CN/(N - kN + CkN) = C/(1 - k(1 - C)) \quad (13)$$

Lorsque $k = 0$ (toutes les femelles sont accrochées aux salpes), on retrouve bien $S = C$. Si k est différent de zéro, les points expérimentaux représentant les variations du rapport des sexes en fonction du diamètre ne dessineront plus une courbe selon l'équation (4) – si notre modèle est correct – mais une équation dans laquelle interviendra le paramètre k :

$$S = \frac{(D - 2x_0 V)^2}{D^2} / \left(1 - k \left(1 - \frac{(D - 2x_0 V)^2}{D^2} \right) \right) \quad (14)$$

Les variations de cette fonction selon le diamètre du filet sont représentées Fig. 4 pour différentes valeurs de k .

On constate que pour des valeurs faibles de k (ce qui constitue notre hypothèse de départ: cette méthode n'a de sens que si une grande partie au moins des femelles sont accrochées à leur hôte et n'évitent pas), la courbe garde la même allure générale que lorsque $k = 0$. On pourra donc déjà vérifier si nos points expérimentaux s'inscrivent dans le domaine des valeurs de k comprises entre 0 et, disons, 0.3 (30 % de femelles libres). Cette vérification est possible parce que le point de départ de la

courbe ne dépend pas de k , car $S = 0$ pour $D = 2x_0V$, quel que soit k , comme le montrent l'équation (14) et la figure 4. Si k est faible ou nul, le seul paramètre $2x_0V$ (qu'on peut connaître expérimentalement: c'est le diamètre à partir duquel on commence à capturer des mâles) suffit pour tracer la courbe des valeurs prédites

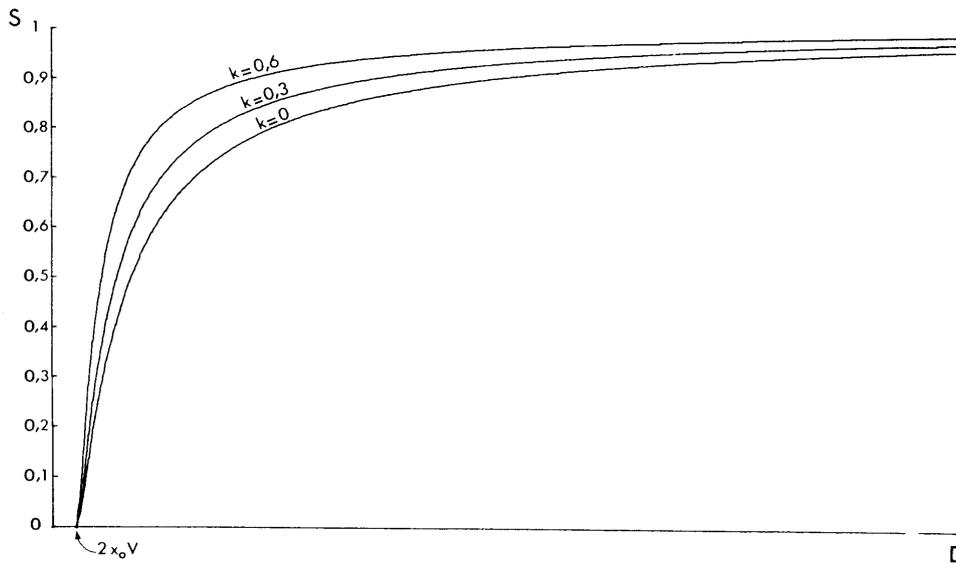


Fig. 4. Variations théoriques du rapport S des sexes dans les pêches en fonction du diamètre D du filet, lorsque tous les mâles peuvent éviter le filet, alors que ce n'est le cas que pour une proportion k de femelles; lorsque $k = 0$, S représente l'efficacité de capture C (c'est à dire le complément à 1 de l'évitement E); la fonction est figurée également pour deux autres valeurs de k .

par le modèle. En fait, pour déterminer la valeur de k la plus probable, j'ai cherché la combinaison de $2x_0V$ et de k qui rend minimale la somme des carrés des écarts entre les points observés et ceux prédits par la fonction. Pour cela, j'ai réalisé un programme qui permet, à l'aide d'une calculatrice électronique, de trouver (en faisant croître k pas à pas) la valeur de k qui rend minimale cette somme des carrés, à partir d'une valeur de $2x_0V$ nettement inférieure à celle qu'on peut estimer graphiquement. Le programme fait ensuite croître légèrement $2x_0V$ et une nouvelle valeur minimisante de k est déterminée. La nouvelle valeur de la somme des carrés est alors comparée à la valeur qui correspondait au k précédent. Si elle lui est inférieure ou égale, on augmente de nouveau $2x_0V$. Le calcul s'arrête lorsque la combinaison de $2x_0V$ et de k rend la somme des carrés la plus faible.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Pêches utilisées

Les *Vibilia armata* sont des amphipodes relativement rares dans le plancton. Une

estimation grossière donne en moyenne une femelle pour 3000 m³. Il est donc nécessaire de filtrer un volume d'eau considérable pour capturer un nombre suffisant d'individus, de manière à estimer le rapport *S* avec une bonne précision. Il faut de plus examiner une assez grande variété de pêches, pour éliminer d'éventuelles différences de répartition entre les mâles et les femelles (selon la profondeur, la saison, l'heure ou le lieu).

J'ai pu disposer de pêches effectuées avec 5 diamètres de filets différents. Le détail de ces pêches est donné dans le tableau I. Elles ont toutes été réalisées en Méditerranée. La plus grande partie provient de programmes de longue durée entrepris par l'auteur et d'autres chercheurs de la Station zoologique de Villefranche-sur-Mer, sur des périodes supérieures à un an, avec une fréquence de plusieurs fois par semaine, d'une fois tous les 15 jours ou d'une fois par mois selon les programmes. Un appoint m'a été fourni pour les petits filets par une série de pêches exécutées à la bouée-laboratoire, par J. Boucher et F. de Bovée. Je me suis également servi des résultats (pour la Méditerranée) de Stephensen (1918), provenant de l'expédition du Thor.

Les pêches de la Station zoologique ont été faites dans la rade de Villefranche ou à proximité, ainsi que sur une radiale Villefranche-Calvi (Corse). La bouée-laboratoire était mouillée près du centre de cette radiale. Les pêches du Thor ont été réalisées dans toute la Méditerranée, occidentale et orientale. Le nombre total des pêches examinées pour cette étude s'élève à 1259, auxquelles viennent s'ajouter les 311 pêches du Thor.

Pour les deux plus grands filets (Y.200 et IK), qui filtrent un volume important, l'échantillonnage répond aux conditions requises, aussi bien pour le nombre d'individus capturés que pour la variété des conditions de pêches. Les données des 3 autres filets posent plus de problèmes. Les très nombreuses pêches (1028) du filet RG (les abréviations RG et H du tableau I correspondent à des filets particuliers à la Station zoologique de Villefranche) ont rapporté très peu d'individus. Ce résultat s'explique par la répartition verticale de *Vibilia armata*, qui sera examinée plus loin, en relation avec le fait qu'il s'agit presque uniquement de pêches de jour. Les deux plus petits filets, H et WP 2, ont capturé un plus grand nombre d'individus. C'est d'une part parce que les pêches ont cette fois été réalisées en majorité de nuit, et d'autre part parce que j'ai sélectionné des campagnes remarquables pour le grand nombre de *Vibilia* capturées. On peut calculer en effet que pour obtenir avec un filet de 50 cm autant d'individus qu'il en a été pris avec l'Isaacs-Kidd (IK), il faudrait plus de 14000 pêches régulières, à cause du faible volume filtré et de l'évitement des mâles. Cette sélection oblige en contrepartie à admettre que, lors de ces pêches, les deux sexes étaient répartis de la même façon dans le milieu.

L'ouverture non circulaire de certains filets (Y.200 et IK) a été assimilée à un cercle. Le 'Petersen's young-fish trawl' (Y.200) de l'expédition du Thor a une ouverture circulaire de 2 m de diamètre, mais 2 perches de 1.50 m placées verticalement la rendent rectangulaire (Schmidt, 1912, p. 8). En faisant la moyenne des deux côtés et de la diagonale du rectangle ainsi formé, on peut lui faire correspondre un cercle

TABLEAU I

Détail des pêches utilisées pour la détermination de l'évitement de *Vibilia armata*, résultats des comptages et valeurs calculées de l'évitement, pour chaque filet.

Abréviations du filet	H	WP 2	RG	Y.200	IK
Diamètre (cm)	50	57	100	180	330
Vitesse moyenne (cm/s)	50	57	45	103	172
Diamètre équivalent à 2 noeuds	21.9	29.2	38.6	180	568
Provenance des pêches	Villefranche et radiale	Bouée-laboratoire	Villefranche et radiale	Méditerranée (Thor)	Radiale
Date	mars-déc. 1963	mai et oct. 1969	Nov. 1962-avril 1964 Janv.-déc. 1965 Mai 1967-sept. 1968	Déc. 1908-fév. 1909 Juin-sept. 1910	Oct. 1969-fév. 1970 Juin et août 1970
Pêches horizontales (H) ou verticales par paliers (V)	V 1500-0 m	V 600-0 m	H 400-0 m V 1500-0 m	H 1000-0 m	H 1500-0 m
Nombre de pêches examinées (jour-nuit)	23-13	40-34	1017-11	58-253	58-63
Nombre de pêches positives (jour-nuit)	4-8	2-22	73-4	30-71	23-53
Nombre de femelles (jour-nuit)	5-215	2-201	97-24	91-713	261-567
Nombre de mâles (jour-nuit)	1-32	1-77	77-5	83-588	190-571
Femelles + mâles (jour-nuit)	6-247	3-378	174-29	174-1301	451-1138
S = mâles/femelles (pêches de nuit)	0.15	0.38	—	0.83	1.01
Intervalle de confiance de S (5%)	0.11-0.20	0.32-0.44	—	0.80-0.85	—
Évitement calculé, E	0.87	0.73	—	0.15	0.05

de 1.80 m de diamètre environ. L'ouverture pentagonale de l'Isaacs-Kidd de 10 pieds a été pour sa part comparée à un cercle de 3.30 m de diamètre.

Pour les pêches horizontales, la vitesse moyenne du bateau a été calculée d'après la distance parcourue, mesurée au radar, près de la côte. On a fait la moyenne de plusieurs déterminations. Pour les pêches verticales, la durée de la pêche a été mesurée entre le début de la remontée et la fermeture du filet.

Les vitesses moyennes estimées pour chaque filet sont différentes en raison de la diversité des pêches utilisées. On peut toutefois, grâce à la correction indiquée (pp. 62-63), calculer le diamètre équivalent à une vitesse commune pour tous les filets, 2 noeuds par exemple. Cette correction nécessite la connaissance de $u \cos \theta$ si la vitesse de l'animal est importante par rapport à la vitesse du filet. C'est pourquoi j'ai auparavant procédé à une mesure expérimentale de la vitesse de *Vibilia armata*.

Evaluation de la vitesse du mâle de Vibilia armata

Pour ces déterminations, l'animal a été placé dans une cuvette rectangulaire de 24 × 31 cm, remplie sur 2 cm de hauteur d'eau de mer à 15° environ. Cette cuvette était placée dans la pénombre, l'éclairement reçu par l'amphipode étant extrêmement faible. Le mâle se déplaçait soit spontanément, soit après excitation au moyen d'une aiguille montée afin de provoquer une réaction de fuite. Son trajet était filmé en permanence par une caméra de télévision munie d'un tube à haute-sensibilité, tandis que les images étaient enregistrées sur magnétoscope. Il est à noter que l'animal se déplaçait horizontalement près du fond de la cuvette, sans beaucoup évoluer dans le plan vertical (à la différence des résultats obtenus avec un éclairage important, qui a par la suite été abandonné). Les séquences convenables étaient ensuite repérées sur la bande magnétique, et repassées image par image, en marquant la position de la partie antérieure de l'animal sur l'écran pour chaque image (ou toutes les 5 images, selon le grossissement utilisé). Chaque vue étant séparée de la suivante par un intervalle de temps rigoureusement égal à 1/50 de seconde (en raison du temps de balayage de l'instrument), il est facile, le champ étant préalablement étalonné, d'en déduire la vitesse de l'animal. Une des séquences est représentée à titre d'exemple (Fig. 5).

Quinze séquences de fuite (à vitesse beaucoup plus grande qu'en nage normale) ont été ainsi analysées. On a utilisé deux mâles adultes différents. La moyenne des 15 déterminations a été de 11.7 cm/s (erreur type: 0.46); cette vitesse correspond à un trajet moyen de 14 cm. Il ne s'agit donc pas d'une vitesse que l'animal ne peut soutenir que sur un court trajet; l'un des mâles a d'ailleurs montré une vitesse moyenne de 14.4 cm/s sur un trajet de 33 cm. La plus forte valeur de la vitesse enregistrée pendant 0.1 seconde a été de 22.2 cm/s. Quelques séquences ont été réalisées avec une femelle adulte; la vitesse relevée a été du même ordre de grandeur que pour le mâle.

Nous avons vu que u est sans doute inférieur à la vitesse réelle de fuite (p. 64), sans qu'on puisse dire exactement dans quelle mesure. Comme la vitesse mesurée dans les conditions du laboratoire est peut-être inférieure à la vitesse dans la nature,

nous conserverons le chiffre de 11.7 cm/s qui donne au moins un ordre de grandeur de u . On constate ainsi que la correction faisant intervenir $u \cos \theta$ ne s'impose que pour les vitesses de trait inférieures à 60 cm/s environ. Nous pouvons cependant l'appliquer à toutes les vitesses, et nous prendrons θ arbitrairement égal à 45° . Les diamètres corrigés pour la vitesse commune de 2 noeuds figurent dans le tableau I.

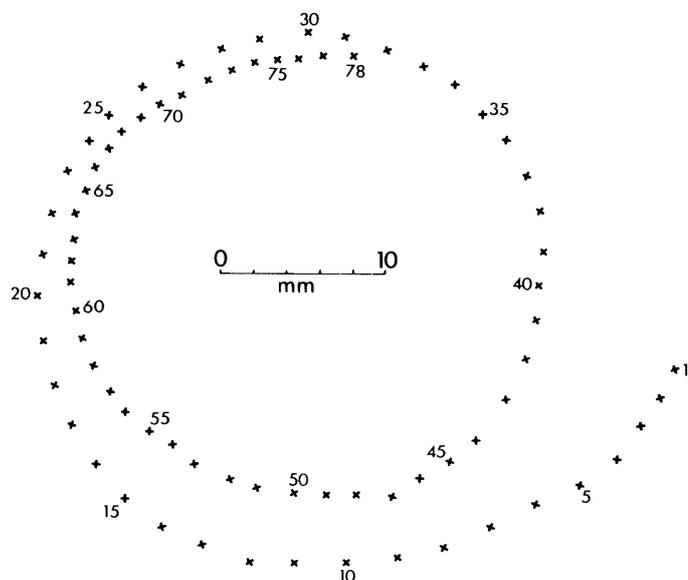


Fig. 5. Exemple de détermination de la vitesse du mâle de *Vibilia armata* au magnétoscope: chaque point correspond à l'une des positions successives de l'animal, filmé par une caméra à haute sensibilité; il s'écoule exactement 1/50 de seconde entre deux positions; le mâle est déjà lancé au point marqué "1"; la majeure partie des autres séquences utilisées concernent des trajets plus ou moins rectilignes, et non circulaires comme dans cet exemple.

Répartition verticale et variations nyctémérales

La répartition verticale de *Vibilia armata* ne peut faire l'objet d'une étude très détaillée ici. De l'examen de toutes les pêches à ma disposition, il ressort en résumé les conclusions suivantes.

La répartition selon la profondeur est très différente le jour et la nuit. Pendant le jour, on trouve le maximum d'individus vers 600 m, et on note une très grande rareté de l'espèce dans les 200 premiers mètres. La nuit, la majorité des *Vibilia* est concentrée dans les 100 premiers mètres, et l'abondance diminue rapidement jusqu'à 600 m, profondeur à partir de laquelle elles deviennent rares. Ce schéma est valable toute l'année. Les pêches au chalut Isaacs-Kidd, qui capture, comme nous le verrons, à peu près aussi bien les deux sexes, ne montre pas de différences de répartition entre les mâles et les femelles. Il semble bien qu'il y ait réellement une migration verticale et non un évitement différent qui ferait croire à une absence dans les couches

supérieures pendant le jour. En effet l'intégration du nombre d'individus par unité de surface sur toute la colonne d'eau donne des chiffres comparables pour le jour et la nuit.

La comparaison de la proportion des sexes le jour et la nuit (tableau I) fait apparaître un résultat intéressant. La nuit la proportion de mâles est comme prévu fonction du diamètre du filet, l'égalité des sexes n'étant obtenue que pour l'IK, qui n'est donc pas évité par les mâles. Il n'y a pas assez de données pour le jour pour les filets H et WP 2, mais on voit que pour le RG et l'Y.200 la proportion de mâles pris est beaucoup plus importante le jour. En détaillant plus les données globales du tableau I, on constate que pour les 50 premiers mètres, les deux sexes sont pris presque à égalité: pour le filet RG, 45 femelles et 39 mâles (total de 43 pêches positives/498); pour l'Y.200, 48 femelles et 49 mâles (19 pêches positives/51). Il apparaît donc que les rares *Vibilia* capturées le jour dans les couches supérieures sont des *Vibilia* libres, non accrochées à des salpes. Plus en profondeur, où nous avons vu que l'espèce était plus abondante dans la journée, certaines femelles doivent être sur des salpes, puisque leur proportion augmente dans les pêches. La nuit par contre, la majorité des *Vibilia* sont capturées près de la surface, et une forte proportion de femelles (que nous pourrions estimer en déterminant la valeur du coefficient k) est alors accrochée aux salpes. Ces résultats s'accordent bien avec les conclusions de Franqueville (1971), qui trouve *Salpa fusiformis* entre 300 et 800 m le jour, et près de la surface la nuit.

Pour étudier les variations de S en fonction du diamètre, il est évident qu'on ne peut tenir compte que des pêches de nuit, ce qui nous oblige à écarter les données insuffisantes du filet RG.

RÉSULTATS

Pour les pêches de nuit uniquement, les valeurs du rapport S (mâles capturés/femelles capturées), qui représente, selon notre hypothèse la proportion: mâles capturés/mâles rencontrés, sont portées sur la Fig. 6, avec les intervalles de confiance correspondants, au niveau de 5%. Il est légitime de calculer ces intervalles sur S , puisque ce rapport correspond en fait à une proportion. On constate que la proportion de mâles capturés est bien une fonction du diamètre du filet, et que l'hypothèse selon laquelle cette variation s'effectue conformément à l'équation (14) est acceptable.

La méthode exposée à p. 69 a permis le calcul de la combinaison de $2x_0V$ et de k déterminant la courbe la plus proche des points observés. Leurs valeurs sont: $2x_0V$ (le diamètre minimum en-dessous duquel tous les mâles évitent le filet) = 14 cm et k (proportion de femelles libres) = 0.30. La courbe ajustée est représentée sur la Fig. 6.

Etant donné les approximations qui ont été nécessaires (la vitesse du filet Y.200, notamment, est théorique et non réellement mesurée), on ne doit considérer la valeur de k que comme un ordre de grandeur. Il suffit par exemple de prendre $S = 0.92$ pour l'IK (c'est à dire la valeur correspondant aux pêches de jour plus celles de nuit,

ce qu'on peut faire puisque l'évitement est presque nul pour ce filet). pour obtenir cette fois le meilleur ajustement avec $2x_0V = 12.5$ et $k = 0$. La valeur de $2x_0V$, que nous prendrons égale à 14 cm, permet de calculer, à l'aide de l'équation (7), l'évitement correspondant aux différents filets, pour la vitesse à laquelle ils ont été traînés. Ces chiffres figurent à la base du tableau I. On voit que seul l'Isaacs-Kidd a permis un échantillonnage convenable des mâles de *Vibilia armata*, dont une grande proportion a évité les filets d'une cinquantaine de cm de diamètre.

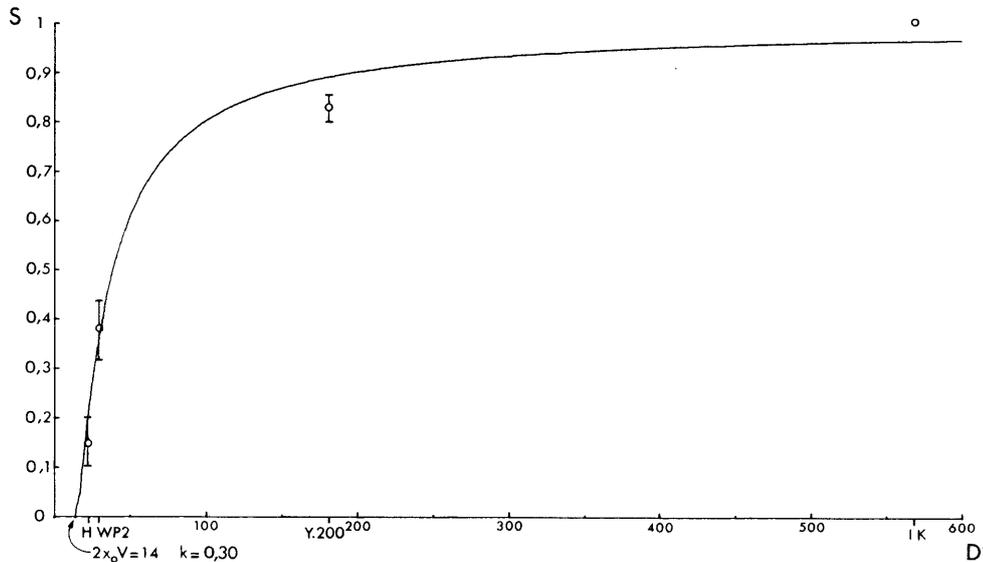


Fig. 6. Valeurs observées chez *Vibilia armata* du rapport S dans les pêches de nuit, pour différents diamètres de filet; ces diamètres ont été corrigés pour correspondre à une vitesse de trait uniforme de 2 noeuds; les traits verticaux représentent l'intervalle de confiance de S au seuil de 5%; la courbe prédite par l'équation (14), calculée à partir des valeurs de $2x_0V$ et de k calculées par la méthode des moindres carrés exposée p. 69, est également dessinée sur la figure.

Si on attribue, arbitrairement, à θ une valeur moyenne de 45° , et à u la valeur trouvée plus haut expérimentalement, on peut calculer x_0 . On trouve, avec ces paramètres, une distance de réaction de l'animal égale à 80.5 cm.

DISCUSSION

Hypothèses impliquées par cette méthode: a) Les mâles adultes, à la différence des femelles, fuient devant le filet. *Vibilia armata* parasite principalement les salpes *Thalia democratica* et *Salpa fusiformis*. La femelle adulte s'accroche à une salpe pendant toute la durée de l'incubation, qui dure une vingtaine de jours, et dépose elle-même un certain nombre de larves sur l'hôte (Laval, 1963). La similitude de ce comportement avec celui de la femelle d'*Hyperia schizogeneios* Stebb.¹, qui a été

¹ Il conviendrait dorénavant (Bowman, 1973), d'appeler cette espèce *Lestrigonus schizogeneios*.

étudié de façon plus approfondie (Laval, 1972), suggère que la femelle cherche ensuite d'autres salpes pour y déposer ses larves. Comme celui d'*H. schizogeneios*, le mâle de *Vibilia armata* devient prédateur à l'état adulte: j'ai pu observer au laboratoire que sa taille lui permet alors de dévorer une *Thalia democratica* en quelques minutes. Il mange également des siphonophores et même des copépodes. D'autre part des observations réalisées en élevage montrent que lorsqu'un mâle s'accroche à une salpe, il la quitte à la moindre perturbation, tandis que la femelle dans une situation semblable se cramponne à son hôte.

Il est donc plausible de penser que les femelles adultes ou sub-adultes sont la majeure partie du temps (comme l'implique la valeur faible de k) accrochées à une salpe, sur laquelle elles achèvent leur développement (femelles sub-adultes) ou s'appêtent à déposer leurs larves lorsqu'elles sont adultes. Les mâles sub-adultes ou adultes, devenus prédateurs, et plus sensibles aux perturbations, sont libres ou quittent la salpe à l'approche du filet.

b) La proportion des sexes dans le milieu est proche de 1 : 1. Elle n'en est certainement pas très éloignée, puisque l'Isaacs-Kidd capture autant de mâles que de femelles. La faible proportion de mâles capturés par les petits filets est à l'évidence un artefact dû à l'engin de capture.

c) Chaque filet a rencontré autant de mâles que de femelles.

Cette hypothèse est vraisemblable compte tenu du grand nombre de pêches recensées, pêches qui ont été réalisées dans des conditions très variées. Pour le filet de 50 cm, j'ai dit plus haut qu'on avait dû sélectionner des pêches positives remarquables, correspondant à de très fortes concentrations de *Vibilia*. On peut se demander si ces 'essaims' n'étaient pas composés en majorité de femelles. Mais cette hypothèse est peu probable étant donné que, si l'on examine de près chacune des pêches des grands filets (Y.200 et IK) qui ont capturé des nombres élevés de *Vibilia*, aucune ne montre un très fort déséquilibre des sexes.

Discussion des résultats

Etant donné les approximations et les hypothèses que nous avons dû faire, on peut estimer que les données expérimentales se disposent assez bien selon la courbe prévue. J'ai dû me contenter des données provenant de pêches réalisées dans un autre but que l'étude de l'évitement des *Vibilia*. Il eût été naturellement préférable de disposer de filets homothétiques, traînés à la même vitesse par rapport à l'eau (contrôlée en permanence depuis le navire), avec un programme d'échantillonnage continu. Je pense néanmoins que les diverses corrections qui ont été faites permettent d'utiliser ces données hétérogènes.

La valeur de D_{\min} trouvée, environ 14 cm pour une vitesse de 2 noeuds, conduit à une valeur de $D_{0,1}$ (diamètre pour lequel l'évitement n'est que de 10 %) égale à 273 cm pour cette vitesse. En prenant u égal à 11.7 cm/s et θ à 45°, la correction établie (pp. 62-63) montre qu'à 3 noeuds le même évitement serait obtenu avec un diamètre de 177 cm. Un chalut Isaacs-Kidd de 6 pieds, dont on peut assimiler

l'ouverture à un cercle de 2 m de diamètre, trainé \tilde{v} 3 noeuds, conviendrait donc parfaitement à l'échantillonnage de *Vibilia armata*, tout en étant plus maniable que le modèle de 10 pieds.

La distance de réaction x_0 , que nous avons estimée à environ 80 cm, correspond plus ou moins au point d'attachement du câble sur les filets. Cette remarque ne s'applique pas à l'Isaacs-Kidd, dont l'entrée est beaucoup plus dégagée. La valeur de x_0 est d'ailleurs peut-être plus faible pour ce filet que pour les autres, la position asymptotique du point correspondant sur la Fig. 6 ne permettant pas de déterminer si, à une vitesse plus faible, ce filet n'aurait pas été aussi efficace.

Avant de terminer cette discussion, il est nécessaire de faire une remarque importante. Il ne faudrait pas appliquer sans discrimination la méthode précédente aux autres espèces d'Hypérides, ou tirer trop rapidement des conclusions sur leur biologie du seul fait d'un déséquilibre des sexes dans les pêches. Dans certains cas, celui d'*Hyperia schizogeneios* par exemple, pour lequel la biologie est comparable à celle de *Vibilia armata* – mâles adultes libres ou peu attachés à leur hôte (Laval, 1972) – le filet capture beaucoup plus de mâles que de femelles (Stephensen, 1924). Mais cette disproportion est certainement due à la rencontre d'essaims de mâles (comme en témoignent des prises de 120 mâles seuls dans les pêches du Thor). Ceux-ci, comme cela a été vu chez certaines espèces de Gammarides (Fage, 1928; Macquart-Moulin, 1968) et envisagé pour de nombreuses espèces d'Hypérides (Pirlot, 1939), quittent leurs hôtes la nuit et se rassemblent près de la surface. Dans d'autres cas enfin, il s'agit de causes différentes et plus complexes, dont la discussion déborderait du cadre de ce travail, et auxquelles je consacrerai une étude ultérieure.

APPLICATION PRATIQUE DES ÉQUATIONS

La première condition requise pour l'application des équations (9) et (10) est que les deux pêches, ou les séries de pêches, qui permettent par comparaison de trouver $2x_0 V$, soient exécutées dans des populations de même densité.

Les pêches successives, même réalisées immédiatement l'une après l'autre, ne répondent pas à cette condition. Le coefficient de variation d'une série de pêches successives est en général toujours trop élevé. Je n'ai jamais réussi à obtenir des valeurs de $2x_0 V$ cohérentes en employant les résultats de pêches successives.

ÉTUDE DES DONNÉES DE FLEMINGER & CLUTTER (1965)

L'expérience de Fleminger & Clutter (1965), dans laquelle du plancton pompé au large est concentré dans un bassin, a été conçue en principe pour remédier au déplacement de la population, ou du lieu d'échantillonnage, entre les pêches. Mais cette expérience souffre d'un grave défaut pour l'étude de l'évitement: le très faible parcours du filet. Le volume théorique filtré indiqué par les auteurs, divisé par la surface d'entrée du filet, donne la distance parcourue lors de chaque pêche expérimentale. On obtient 5 m. Le filet de 45 cm de diamètre parcourt ainsi seulement

2.5 fois sa longueur pendant chaque pêche. Dans ces conditions, il est forcé qu'une partie importante de la population soit prise, sans évitement, au démarrage du filet.

D'autre part les nombres moyens réels (non ajustés) par pêche, qu'on retrouve en divisant les prises ajustées du petit filet et du filet moyen respectivement par 4 et 2, sont, pour la plupart des espèces, très faibles, souvent de 0 à 30 individus en moyenne par pêche. Sur un aussi court trajet, ces faibles captures ne peuvent être que des prises aléatoires, dues, soit à une très petite densité réelle, soit plus rarement à un évitement quasi total des trois filets à l'exception de quelques captures au démarrage.

Pour déceler la présence de l'évitement dans les données de Fleminger & Clutter, il faut donc comparer les prises ajustées des trois filets, en éliminant les pêches avec un effectif trop faible, et en ne considérant que les couples pour lesquels un évitement est manifeste. Dans ces conditions, les seules données qu'on puisse retenir pour l'application des équations sont les suivantes:

Acartia clausi: Le rapport (prises ajustées) filet moyen/grand filet (les prises absolues du petit filet sont trop faibles) donne un $2x_0 V$ (diamètre minimum) constant pour les 2 populations et les 3 éclairements: $2x_0 V = 20$ cm. Il est clair que le petit filet (diamètre 22 cm) est presque totalement évité, et que ses faibles prises ne sont que des prises au démarrage. Bien que les deux autres diamètres ne soient pas séparés par un intervalle permettant une bonne précision (car $D_{0.1} = 390$ cm), on calcule qu'à la vitesse de 30 cm/s utilisée, 86 % des *Acartia clausi* évitent le filet de 32 cm et 69 % celui de 45 cm de diamètre.

Corycaeus anglicus: En faible densité (population du 5-6 juillet) toutes les prises absolues sont trop petites, mais en forte densité (expérience du 13/14 juillet) on obtient, comme pour *Acartia clausi*, des $2x_0 V$ cohérents pour les 3 éclairements avec le rapport moyen/grand: $2x_0 V \approx 22$ cm. Ici le petit filet est totalement évité, 90 % des individus évitent le moyen et 74 % le grand.

Paracalanus parvus: Comme pour *Corycaeus*, chiffres cohérents en forte densité pour les 3 éclairements avec le rapport moyen/grand. On trouve $2x_0 V \approx 25$ cm. 95 % des organismes évitent le filet de 32 cm, 80 % celui de 45 cm.

Mysidacés: En faible densité, et en forte densité pour les éclairements 'complet' et 'réduit', les captures sont trop faibles. Par contre en forte densité à l'obscurité les trois paires de filets donnent des $2x_0 V$ comparables ≈ 10 cm. Dans l'obscurité le petit filet est évité par 70 % des individus, le moyen par 53 % et le grand par 40 %.

Autres copépodes: Pour tous les autres copépodes les prises absolues sont trop faibles, ou trop grevées de prises au démarrage (*Acartia tonsa*). Les $2x_0 V$ calculés sont incohérents.

En résumé les quelques données utilisables de Fleminger & Clutter permettent

de mettre en évidence un évitement indéniable pour certaines espèces et de l'évaluer. Pour les 3 espèces de Copépodes il n'y a pas de différences dues à l'éclairage. Par contre pour les Mysidacés, dont la population du 13/14 juillet atteignait une densité suffisante, comme en témoignent les prises à l'obscurité, il semble que les trois filets soient totalement évités dès qu'il y a de l'éclairage. Les fortes valeurs d'évitement trouvées ne sont pas surprenantes, étant donné le faible diamètre et surtout la faible vitesse (30 cm/s) utilisés. Ces conditions d'échantillonnage étaient imposées par le fait qu'il s'agissait d'animaux n'ayant pu éviter la pompe ayant servi à leur capture pour l'expérience.

ÉTUDE DES DONNÉES DE WINSOR & CLARKE (1940)

Winsor & Clarke (1940) ont effectué deux sortes de séries de pêches avec deux diamètres de filets différents. La première (tableaux III et IV de leur publication), où les deux diamètres étaient utilisés en alternance rapide, est inutilisable pour calculer l'évitement, pour la raison déjà donnée (trop grande variabilité d'une pêche à l'autre); le filet ne parcourt pas des zones de densités comparables, et les $2x_0$ trouvés sont incohérents.

La seconde sorte de pêches, avec un dispositif de 3 filets traînés simultanément (tableaux VII et VIII de Winsor & Clarke, 1940) ne comporte pas cette cause d'erreur. Deux petits filets, de 12.7 cm de diamètre, sont disposés 1 m au-dessus et 1 m au-dessous d'un filet de 75 cm de diamètre, sur le même câble. Dans ces conditions on peut penser qu'ils échantillonnent à peu près la même population. Le plus grave inconvénient est peut-être qu'un tel ensemble de filets provoque un évitement différent de celui de chaque filet traîné isolément (x_0 risque notamment d'être plus grand pour les petits filets que s'ils étaient seuls). De plus le comportement hydrodynamique des filets est sans doute modifié. L'éloignement des filets semble suffisant pour que les animaux qui évitent un filet ne soient pas capturés par un autre. Malgré ces risques d'erreur, j'utiliserai les données de Winsor & Clarke, qui sont, de toutes celles que j'ai pu trouver, les plus compatibles avec l'utilisation des équations.

Pour simplifier l'exposé, je numérotterai dans les tableaux VII et VIII de Winsor & Clarke (1940), qui ne seront pas reproduits ici, les pêches successives (séries de 3 filets chacune) de 1 à 10 (en éliminant la série placée en 5ème position – grand filet manquant – dans le tableau VIII).

Cas des petits filets

Il est intéressant de noter que pour chaque pêche l'un des petits filets prend systématiquement plus d'individus que l'autre, pour toutes les espèces considérées. Considérons d'abord le tableau VII de Winsor & Clarke. Ce n'est pas un filet particulier, qui pêcherait mieux que l'autre, qui prend plus d'individus, puisque c'est tantôt le No. 22, tantôt le No. 23. C'est en général le filet placé en position supérieure (pêches Nos 1, 2, 3, 5, 7, 9, 10) mais pour les autres pêches c'est l'inverse.

La seule explication me paraît être que, malgré les précautions prises, l'un des

petits filets ne devait pas être dans le plan des deux autres, donc dans des conditions hydrodynamiques semblables (filets d'eau entrants déviés par le grand filet).

Pour les données du tableau VIII, on observe la même chose (prises plus importantes pour le filet supérieur lors des pêches Nos 1, 2, 4, 6, 7, 8, 9, à peu près égales pour la pêche No. 3, plus grandes pour le filet inférieur pêche No. 5; la série 10 – un seul petit filet – n'est pas utilisable). Cela est valable pour toutes les espèces, comme pour le tableau VII, sauf pour *Metridia lucens*, qui montre systématiquement l'inverse, ainsi que, pour certaines pêches (Nos 2, 4, 6, 8), *Centropages typicus*. L'interprétation de ces inversions est malaisée: si elles étaient dues à un comportement d'évitement orienté (fuite préférentielle vers le haut ou vers le bas pour ces deux espèces), on devrait les retrouver dans les pêches du tableau VII. La meilleure explication me semble être une erreur d'étiquetage, ce qui est possible étant donné que les filets étaient intervertis à chaque pêche, et d'autant plus vraisemblable que les pêches Nos 2, 4, 6 et 8 sont justement celles où le filet No. 23 était en position supérieure.

Pour l'utilisation des données, je prendrai pour chaque pêche la moyenne des prises des deux petits filets.

Comparaison des prises ajustées

Pour déceler un évitement, il faut d'abord comparer les prises des deux filets ramenées à un même volume filtré. Celui-ci n'est pas donné par Winsor & Clarke, mais on peut admettre, s'ils ont le même coefficient de filtration, que les deux filets filtrent proportionnellement à leur surface d'entrée, puisqu'étant sur le même câble ils parcourent le même trajet. On peut ramener ainsi les prises du grand filet à celles du petit (ou plutôt de la moyenne des deux petits). Une fois ce calcul fait, on se rend compte que le grand filet prend en général proportionnellement plus que le petit, ce qu'avaient déjà noté Winsor & Clarke. Mais ces derniers, comparant les rapports moyens des deux filets pour leurs deux séries de pêches, concluaient que la différence ne pouvait être imputée à l'évitement, mais plutôt à l'influence de facteurs non contrôlés, car les organismes qui avaient un rapport élevé dans une série ne l'avaient pas toujours dans l'autre. Une analyse plus poussée permet cependant d'isoler, des variations aléatoires, ce qui est dû à l'évitement. Tout d'abord, après avoir ramené les prises du grand filet au volume filtré par le petit, on constate qu'il y a des cas où le rapport de ces prises ajustées est égal à 1.0, ou même supérieur à 1.0 (c'est à dire que le petit filet prend proportionnellement plus que le grand). Dans ce cas il y a manifestement un biais dû à un mauvais échantillonnage. Les rapports voisins de 1 témoignent, soit d'une absence d'évitement pour les deux filets, soit d'un mauvais échantillonnage masquant un évitement réel. Si on se penche de plus près sur les cas où le rapport est plus grand que 1.0, on remarque qu'il s'agit partout de pêches où les effectifs absolus étaient très faibles par rapport aux autres pêches. Lorsque la densité d'organismes rencontrés est suffisante, on ne trouve jamais de rapports plus grands que 1.0. Il s'agit donc toujours de pêches où les organismes rencontrés étaient rares, et ne se sont pas présentés avec la même densité devant le grand et les petits

filets. L'un des facteurs aléatoires est donc le mauvais échantillonnage des effectifs trop faibles pour le volume filtré, et il est évident qu'on doit écarter ces pêches, qu'elles montrent ou non un rapport égal à 1, des comparaisons pour déterminer l'évitement.

Nous pouvons maintenant aller plus en avant dans l'analyse des données, et nous nous occuperons d'abord des pêches du tableau VII de Winsor & Clarke.

TABLEAU II

Chiffres calculés à partir des données du tableau VII de Winsor & Clarke (1940). Pour chaque pêche réalisée avec 3 filets, le chiffre supérieur représente la moyenne des prises des 2 petits filets, le chiffre médian les prises du grand filet ajustées en les ramenant au volume filtré par le petit filet, et le chiffre inférieur (en italiques) la valeur de $2x_0V$ obtenues à partir du rapport d des prises ajustées; pour *Euthemisto*, les effectifs sont insuffisants pour que le calcul des $2x_0V$ ait un sens.

Pêche no.	<i>Calanus finmarchicus</i> cop. V	<i>Calanus finmarchicus</i> ♀ adultes	<i>Metridia luceus</i> ♀ adultes	<i>Centropages typicus</i> ♂ ♀	<i>Euthemisto</i> juv
1	632	309	376	1125	32
	1448	602	499	1591	71
	<i>4,86</i>	<i>4,11</i>	<i>1,97</i>	<i>2,36</i>	
2	780	201	618	630	56
	1563	453	946	723	80
	<i>4,23</i>	<i>4,79</i>	<i>2,83</i>	<i>1,00</i>	
3	1225	187	1760	775	126
	2036	257	2265	731	97
	<i>3,28</i>	<i>2,17</i>	<i>1,77</i>	<i>≈ 0</i>	
4	355	56	466	382	76
	797	142	918	562	69
	<i>4,76</i>	<i>5,32</i>	<i>4,15</i>	<i>2,60</i>	
5	321	60	162	633	31
	568	87	379	961	28
	<i>3,61</i>	<i>2,50</i>	<i>4,94</i>	<i>2,78</i>	
6	1073	126	1135	368	79
	2323	301	2065	588	126
	<i>4,60</i>	<i>5,05</i>	<i>3,76</i>	<i>3,07</i>	
7	1185	109	5065	609	62
	1712	181	5821	594	31
	<i>2,48</i>	<i>3,23</i>	<i>1,01</i>	<i>≈ 0</i>	
8	328	42	1075	445	45
	525	48	1692	582	19
	<i>3,07</i>	<i>1,00</i>	<i>2,98</i>	<i>1,87</i>	
9	900	71	1353	373	64
	1319	120	1649	390	55
	<i>2,57</i>	<i>3,43</i>	<i>1,41</i>	<i>0,34</i>	
10	835	78	366	343	42
	1505	145	490	505	72
	<i>3,71</i>	<i>3,89</i>	<i>2,02</i>	<i>2,60</i>	

Données du tableau VII de Winsor & Clarke

Les données du tableau VII ajustées figurent dans notre tableau II. Pour *Euthemisto* les effectifs réels sont trop faibles, et les rapports des prises ajustées sont la plupart du temps égaux ou supérieurs à 1.0. Conformément à ce que nous avons dit au paragraphe précédent, nous laisserons de côté les données correspondant à *Euthemisto*. Il reste encore dans le tableau, 2 pêches avec des rapports très proches de 1.0 pour *Centropages*, mais nous les garderons car elles ne correspondent pas à des effectifs faibles. Si pour certaines pêches le rapport des prises ajustées se rapproche de 1 pour certains organismes, cela peut signifier que pour ces pêches le filet est allé plus vite que pour les autres, et qu'on a atteint, pour cet organisme, une vitesse de trait suffisante pour qu'il n'y ait pas d'évitement perceptible pour le petit filet. Dans ce cas la vitesse plus élevée du filet doit retentir sur les évitements des autres organismes du même trait, qui doivent montrer une valeur de E (ou de $2x_0 V$) moins élevée que pour les autres pêches. C'est bien ce qu'on constate en effet (tableau II).

On peut de plus prévoir, d'après les équations, que lorsque la vitesse de trait U varie, les évitements, qui sont inversement proportionnels à cette vitesse (tant que u est plus petit que $1/5$ de U), doivent être linéairement corrélés d'un trait à l'autre. A condition que la vitesse des copépodes soit inférieure à 20 cm/s ($1/5$ de 2 noeuds), ce qui est compatible avec les vitesses relevées par Clutter & Anraku (1968), si

TABLEAU III

Partie supérieure: matrice des corrélations entre les $2x_0 V$ des pêches du tableau II; les corrélations significatives au seuil de 5% sont en italiques, au seuil de 1% en caractères gras. Partie inférieure: toutes les corrélations significatives peuvent être réunies dans une sous-matrice regroupant les pêches Nos 2, 4, 6, 7 et 9.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
×	.778	.768	.688	-.412	.812	.826	-.084	.786	.943	1
	×	.881	.991	-.076	.989	.983	-.115	.985	.746	2
		×	.860	.234	.821	.810	.351	.794	.582	3
			×	.006	.970	.961	-.106	.971	.661	4
				×	-.221	-.255	.823	-.233	-.655	5
2	×				×	.999	-.243	.999	.821	6
4	.991	×				×	-.264	.998	.841	7
6	.989	.970	×				×	-.282	-.412	8
7	.983	.961	.999	×				×	.810	9
9	.985	.971	.999	.998	×				×	10
	2	4	6	7	9				×	

les variations des $2x_0V$ d'une pêche à l'autre ne sont dues qu'à des différences de vitesses de trait, on devrait donc trouver des corrélations significatives entre les pêches, pour toutes les espèces.

La matrice des corrélations entre les $2x_0V$ de toutes les pêches du tableau II est reproduite à la partie supérieure du tableau III. On constate que parmi ces corrélations, un certain nombre sont significativement différentes de 0, et souvent proches de 1.0. Ces corrélations significatives peuvent toutes être réunies dans une sous-matrice regroupant les inter-corrélations des pêches Nos 2, 4, 6, 7 et 9 (tableau III, partie inférieure). Ces pêches n'ont pas été faites à la même vitesse, puisque les $2x_0V$ diffèrent nettement d'une pêche à l'autre. Les différences entre les prises ajustées des deux filets pour les pêches 2, 4, 6, 7 et 9 sont donc bien dues à l'évitement seul, les variations étant liées à des vitesses de trait différentes. Aron & Collard (1969) ont montré que même en réglant très soigneusement la vitesse du bateau à la même valeur, la vitesse du filet par rapport à l'eau (enregistrée au moyen d'un "telemetering flowmeter") variait dans des proportions considérables d'une pêche à l'autre.

Pour les pêches dont les $2x_0V$ ne sont pas fortement corrélés, on peut penser qu'elles ont été réalisées à une vitesse qui a varié pendant le trait, d'où mélange d'évitements différents dans des proportions variables d'une pêche à l'autre, et corrélation mauvaise. Le cas des pêches 5 et 8 est très instructif. Leur corrélation avec les autres pêches est proche de 0, mais elles sont très corrélées (bien qu'en dessous du seuil de significativité) entre elles. Il ne s'agit pas de pêches pour lesquelles on avait constaté une inversion des prises des deux petits filets (ce qui serait l'indice d'une marche différente du bateau). On remarque en fait que ce sont les deux pêches où les effectifs étaient les plus faibles pour la majorité des organismes. On voit donc bien l'influence du mauvais échantillonnage des effectifs faibles, qui introduit des résultats incohérents.

Données du tableau VIII de Winsor & Clarke

Dans les données du tableau VIII, il y a beaucoup de pêches pour lesquelles les rapports ajustés – que nous ne reproduiront pas ici – sont supérieurs ou égaux à 1, et d'une façon générale, les $2x_0V$ sont beaucoup plus faibles que dans le tableau VII. Cela signifie que les pêches de ce tableau ont été réalisées à une vitesse moyenne beaucoup plus grande. En raison des trop nombreuses pêches avec de faibles effectifs, et de cette vitesse plus importante, il ne reste pas assez de données utilisables pour calculer les corrélations entre les $2x_0V$. On ne peut donc déterminer quelles pêches ont été réalisées à vitesse constante.

Résultats

Nous avons vu que, pour le tableau VII, seules les pêches 2, 4, 6, 7 et 9 sont exemptes de perturbations aléatoires en ce qui concerne l'évitement, et sont corrélées comme on pourrait s'y attendre si l'évitement seul intervenait. Dans l'ignorance

de la vitesse précise de chaque trait, qui n'est pas donnée par Winsor & Clarke, on peut seulement, pour avoir un ordre de grandeur de l'évitement correspondant à la vitesse théorique de 2 noeuds indiquée par ces auteurs, faire la moyenne des $2x_0V$ de ces pêches (tableau IV); même si la vitesse n'est pas connue avec précision, le classement relatif des organismes reste valable.

TABLEAU IV

Moyenne des $2x_0V$ des pêches Nos 2, 4, 6, 7 et 9 du tableau II, et pourcentages d'évitement correspondants pour le petit filet (diamètre 12.7 cm) et le grand filet (diamètre 75 cm) à la vitesse moyenne théorique de 2 noeuds indiquée par Winsor & Clarke (1940).

	<i>C. finmarchicus</i> cop. V	<i>C. finmarchicus</i> ♀ adultes	<i>Metridia</i> <i>lucens</i>	<i>Centropages</i> <i>typicus</i>
$2x_0V$ moyen	3.73	4.36	2.63	1.40
E petit filet	50%	57%	37%	21%
E grand filet	9.7%	11%	6.9%	3.7%

Les résultats du tableau IV montrent un évitement important du petit filet par les copépodes. Contrairement à Winsor & Clarke, on peut donc conclure qu'à la vitesse de 2 noeuds environ, le filet de 12.7 cm (qui devait devenir le filet Clarke-Bumpus) est impropre à l'échantillonnage des copépodes. On remarque également que la femelle adulte de *Calanus finmarchicus* évite mieux le petit filet que le copépodite V, ce qui est un indice supplémentaire de la cohérence des résultats. Le classement relatif des différentes espèces est aussi compatible avec celui obtenu par Singarajah (1969), qui a testé les capacités d'évitement de différents copépodes vis à vis d'une pipette aspirante. Les résultats de cet auteur montrent que *Calanus helgolandicus* (qui est une espèce très comparable à *C. finmarchicus*) se classe loin devant *Centropages typicus* en ce qui concerne les capacités d'évitement. On retrouve cette différence dans le tableau IV.

CONDITIONS D'APPLICATION DES ÉQUATIONS

Les deux études détaillées qui précèdent montrent qu'un examen critique des données est indispensable avant de procéder à l'application des équations. Les principaux enseignements pratiques qu'on peut en tirer sont les suivants.

a) Les pêches successives avec des filets différents, parce qu'elles rencontrent lors de chaque trajet des densités d'organismes trop variables, sont impropres à la détermination de l'évitement.

b) Les pêches effectuées avec des filets de diamètre différents trainés l'un à côté de l'autre sur le même câble peuvent convenir, à condition: 1) que l'on ne tienne pas compte des pêches pour lesquelles les prises ajustées du petit filet sont égales ou supérieures à celles du grand; 2) que l'on ne conserve que les pêches effectuées avec une vitesse de trait (ou mieux, une vitesse du filet par rapport à l'eau) constante,

ce qu'on peut vérifier *a posteriori* en étudiant la corrélation entre les $2x_0 V$; il est de toute façon indispensable de connaître avec la meilleure précision la vitesse du filet; et 3) que les filets travaillent dans les mêmes conditions hydrodynamiques. Il est préférable, pour simplifier les calculs, que les deux filets aient le même coefficient de filtration.

En définitive, la plus grande difficulté provient de la condition d'égales densités des populations échantillonnées par les deux filets. Comme il faut choisir deux diamètres de filets nettement différents, pour avoir une bonne précision, il est inévitable que le petit filet filtre un volume beaucoup plus faible que le grand. Dans ces conditions, en cas de surdispersion des organismes à petite échelle, la densité rencontrée risque d'être suffisante pour le grand filet et trop faible pour le petit: les rencontres ne seront pas statistiquement réparties de façon égale sur toute la surface d'entrée. Cassie (1959) a montré que des variations d'abondance du zooplancton non distribuées au hasard peuvent se produire sur des distances de 10 cm.

On ne peut donc réaliser la comparaison que sur des populations denses par rapport au plus petit volume filtré. Pour augmenter celui-ci, on peut utiliser deux petits filets et faire la moyenne des prises pour chaque pêche. Il est en effet nécessaire d'attirer l'attention sur un point important. Lorsqu'on dispose d'une série de plusieurs traits réalisés avec un couple petit-grand filet, il ne faut pas, dans l'intention d'obtenir une meilleure précision, faire la moyenne des prises du petit filet, puis de celles du grand, et calculer le rapport d sur ces moyennes. Si l'on fait la moyenne de pêches différentes, on risque en effet de mélanger des pêches avec densité suffisante avec des pêches à petits effectifs, qui ne signifient rien et qui faussent le total, sans parler du risque de mêler des pêches réalisées à vitesse constante et d'autres effectuées à vitesse variable. C'est la raison pour laquelle je n'ai pas pu utiliser comme exemple les données de Noble (1970: tableau 2, p. 1036).

CONCLUSION GÉNÉRALE

Le modèle proposé ici, qui a été conçu indépendamment de celui de Barkley (1972), dont je n'ai eu connaissance qu'après l'achèvement de ce travail, peut être considéré comme une généralisation de son équation, en considérant toutes les valeurs de l'angle θ , et non plus seulement le cas particulier où θ est égal à θ^* optimal. Les observations portant sur le rapport des sexes chez *Vibilia armata* semblent montrer que l'équation permet des prévisions proches de la réalité.

Le principal mérite d'un modèle est de suggérer de nouvelles hypothèses de travail. La discussion nous a déjà amené à poser les questions suivantes:

1) La méthode exposée ici, qui permet la détermination de l'évitement par comparaison des prises de deux filets, exige que x_0 , u et θ soient identiques pour les deux filets. La distance de réaction x_0 est-elle une constante ne dépendant que de l'organisme considéré, ou bien existe-t-il aussi dans certains cas une influence de la taille et de la vitesse du filet? On pourrait alors parfaire le modèle dans ce sens.

2) L'angle de fuite résultant du parcours moyen des organismes rencontrés est-il différent de l'angle optimal θ^* ? Cette question a son importance si on veut, à partir du $2x_0 V$ obtenu en comparant deux filets, déduire la valeur de x_0 .

Un autre intérêt d'un modèle mathématique est de permettre une meilleure appréciation de l'importance relative des différents paramètres. L'un des résultats à mon sens les plus intéressants qui résultent de l'étude faite cidessus des données de Winsor & Clarke (1940), est la mise en évidence du rôle de la vitesse du filet. Ce facteur a été jusqu'ici sous-estimé par les planctologistes. Lorsqu'on considère un organisme très mobile, et qu'on utilise un diamètre de filet compris entre D_{\min} et $D_{0.1}$, il est impératif de maintenir constante la vitesse du filet pendant la pêche. Si cette vitesse varie pendant le trait, les évaluations quantitatives seront biaisées, et ce biais sera impossible à estimer.

A l'issue de ce travail, on peut souhaiter que des études soient entreprises pour tenter d'évaluer une valeur moyenne d'évitement pour les organismes les plus représentatifs du plancton (copépodes, chaetognathes, euphausiacés, etc.), afin de définir un engin plus efficace pour les études quantitatives. Le filet WP 2 n'est peut-être pas en ce sens parfaitement adapté à la capture des organismes pour lequel il a été conçu; l'échantillonnage des copépodes avec le filet Clarke-Bumpus, souvent traîné à 2 noeuds, semble d'ores et déjà suspect. Enfin la comparaison des $2x_0 V$ dans différentes conditions (le jour et la nuit, avec le câble attaché plus ou moins loin, par exemple) pourrait donner des indications sur les facteurs responsables de la détection du filet par chaque organisme, et conduire à la conception d'un engin plus efficace.

REMERCIEMENTS

Cette étude a bénéficié pendant son élaboration des critiques et des discussions avec S. Dallot, S. Frontier et F. Ibanez; cela n'implique pas bien entendu leur accord avec tous les points de vue exposés ici. Le manuscrit a été revu par M. le Professeur Bougis, que je remercie pour ses avis. J.-C. Braconnot et J. Boucher m'ont procuré leurs pêches personnelles, me permettant ainsi de compléter les comptages de *Vibilia*. La détermination de la vitesse du mâle de *V. armata* au magnétoscope a été effectuée grâce à la collaboration, et la compétence technique, de B. Hirel. L'aide apportée par M. Issanga et Mlle R. Elsner pour le tri des amphipodes des pêches avec le chalut Isaacs-Kidd a été également appréciée. Ce travail a été réalisé avec l'appui du C.N.R.S., dans le cadre de la R.C.P. 102 et de l'E.R.A. 228.

RÉFÉRENCES

- ARON, H. & H. COLLARD, 1969. A study of the influence of net speed on catch. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 14, pp. 242-249.
- BARKLEY, R. A., 1964. The theoretical effectiveness of towed-net samplers as related to sampler size and to swimming speed of organisms. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, Vol. 29, pp. 146-157.

- BARKLEY, R. A., 1972. Selectivity of towed-net samplers. *U. S. Nat. Mar. Fish. Serv. Fish. Bull.*, Vol. 70, pp. 799-820.
- BOURDILLON, A., 1971. L'échantillonnage du zooplancton marin. In, *Problèmes d'écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques*, édité par M. Lamotte et F. Bourlière, Masson, Paris, pp. 109-184.
- BOWMAN, T. E., 1973. Pelagic amphipods of the genus *Hyperia* and closely related genera (Hyperiiidea: Hyperiiidae). *Smithson. Contr. Zool.*, Vol. 136, pp. 1-76.
- CASSIE, R. M., 1959. Microdistribution of plankton. *N. Z. Jl Sci.*, Vol. 2, pp. 398-409.
- CLUTTER, R. I. & M. ANRAKU, 1968. Avoidance of samplers. In, *Zooplankton sampling*, Monographs on oceanographic methodology, Vol. 2, UNESCO, pp. 57-76.
- FAGE, L., 1928. Remarques sur le comportement du *Tritaeta gibbosa* (Bate), Crustacé Amphipode, commensal des éponges. *Bull. Soc. zool. Fr.*, T. 53, pp. 285-291.
- FLEMINGER, A. & R. I. CLUTTER, 1965. Avoidance of towed nets by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 10, pp. 96-104.
- FRANQUEVILLE, C., 1971. Macroplankton profond (Invertébrés) de la Méditerranée nord-occidentale. *Téthys*, Vol. 3, pp. 11-56.
- LAVAL, PH., 1963. Sur la biologie et les larves de *Vibilia armata* Bov. et de *V. propinqua* Stebb., Amphipodes Hypérides. *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris*, T. 257, pp. 1389-1392.
- LAVAL, PH., 1972. Comportement, parasitisme et écologie d'*Hyperia schizogeneios* Stebb. (Amphipode Hypéride) dans le plancton de Villefranche-sur-Mer. *Ann. Inst. océanogr.* T. 48, pp. 49-74.
- MACQUART-MOULIN, C., 1968. Les Amphipodes benthoplanctoniques du Golfe de Marseille. Analyse des captures faites au cours de pêches planctoniques nocturnes régulières (années 1963-1964). *Recl. Trav. Stn mar. Endoume*, Bull. 43, Fasc. 59, pp. 311-332.
- MURPHY, G. I. & R. I. CLUTTER, 1972. Sampling anchovy larvae with a plankton purse seine. *U.S. Nat. Mar. Fish. Serv. Fish. Bull.*, Vol. 70, pp. 789-798.
- NOBLE, R. L., 1970. Evaluation of the Miller high-speed sampler for sampling yellow perch and wall-eye fry. *J. Fish. Res. Bd Can.*, Vol. 27, pp. 1033-1044.
- PIRLOT, J. M., 1939. Résultats des campagnes scientifiques du navire école belge „Mercator”, Vol. II: III. Amphipoda. *Mém. Mus. Hist. nat. Belg.*, 2ème partie, Vol. 15, pp. 47-80.
- SCHMIDT, J., 1912. Introduction. *Rep. Dan. oceanogr. Exped. Mediterr.*, Vol. 1, pp. 1-49.
- SINGARAJAH, K. V., 1969. Escape reactions of zooplankton: the avoidance of a purusing siphon tube. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, Vol. 3, pp. 171-178.
- STEPHENSEN, K., 1918. Hyperiiidea-Amphipoda (Lanceolidae, Scinidae, Vibiliidae, Thaumtopsidae). *Rep. Dan. oceanogr. Exped. Mediterr.*, Vol. 2, Biol. D. 2, pp. 1-70.
- STEPHENSEN, K., 1924. Hyperiiidea-Amphipoda (part 2: Paraphronimidae, Hyperiiidae, Dairellidae, Phronimidae, Anchylomeridae). *Rep. Dan. oceanogr. Exped. Mediterr.*, Vol. 2, Biol. D. 4, pp. 71-149.
- TRANter, D. J. & P. E. SMITH, 1968. Filtration performance. In, *Zooplankton sampling*, Monographs on oceanographic methodology, Vol. 2, UNESCO, pp. 27-56.
- WINSOR, C. P. & G. L. CLARKE, 1940. A statistical study of variation in the catch of plankton nets. *J. mar. Res.*, Vol. 3, pp. 1-34.