

NOTE SUR UNE COLLECTION DE CHAETOGNATHES RÉCOLTÉE AU-DESSUS DU TALUS CONTINENTAL PRÈS DE NOSY-BÉ (MADAGASCAR)

SERGE FRONTIER* ET WILLIAM BOUR**

*Océanographe biologiste de l'O.R.S.T.O.M. Station Zoologique, 06230 Villefranche-sur-Mer, France.

**Océanographe biologiste de l'O.R.S.T.O.M., C.R.O.D.T., BP 2241, Dakar, Sénégal.

RÉSUMÉ

Examen d'une collection de Chaetognathes (27 espèces) récoltée au-dessus du talus continental, en fin de saison des pluies, dans les couches d'eau 0-100, 100-200 et 200-500 m. La décroissance du nombre total de Chaetognathes avec la profondeur est très rapide. Les espèces néritiques et océaniques-tolérantes dominent entre 0 et 100 m (69 %), les espèces océaniques strictes entre 200 et 500 m (64 %) ; la faune de la couche 100-200 m est composite.

Le classement des espèces par ordre d'abondance décroissante fait apparaître, pour les couches 0-100 et 200-500 m, une relation rang-fréquence caractérisée par une pente -1 en échelle log-log, ce qui est à rapprocher de certaines lois établies en théorie de l'information. Dans la couche 100-200 m les espèces montrent une distribution de Mac Arthur (modèle du « bâton brisé »).

ABSTRACT

Chaetognaths sampled overhead the continental slope, ending the rain season, in the water layers 0-100, 100-200 and 200-500 m, are examined. The decrease of the total number with increasing depth is very fast. The neritic and tolerant-oceanic species are dominant at 0-100 m (69 %), the pure oceanic ones at 200-500 m (64 %) ; the fauna of the 100-200 m layer is mixed.

Classing the species of the 0-100 and 200-500 layers, following the abundance decrease shows a rank-frequency relation characterised by a slope -1 (in log-log scale), which is to be brought together with some developments in information theory. In the 100-200 layer, appears a Mac Arthur distribution of species (« broken stick » model).

Les Chaetognathes de la région de Nosy Bé ont déjà fait l'objet de plusieurs articles, essentiellement consacrés à la faune du plateau continental (FURNESTIN et RADIGUET, 1964; DALLOT, 1971; DALLOT et LAVAL, 1974; BOUR et FRONTIER, 1974; IBANEZ, DUCRET et DALLOT, 1974). La présente note concerne deux sorties effectuées au-dessus du plateau continental à la fin de la saison des pluies 1968 (fig. 1) :

(a) Un trajet sud-nord le long des fonds de 500 à

700 m, entre la latitude de Nosy Iranja et celle des îles Mitsio, suivi d'un transect à cette dernière latitude jusqu'au banc du Castor; soit 11 stations, occupées exclusivement de nuit (20 h à 04 h), du 23 au 26 mars.

(b) Un point fixe de 48 heures, du 9 au 11 avril, occupé toutes les six heures au large de Sakatia (c'est-à-dire entre les stations 3 et 4 du trajet).

L'époque choisie correspond au maximum de la dérive de surface des eaux néritiques vers le large, apportant jusqu'au niveau du talus, et même

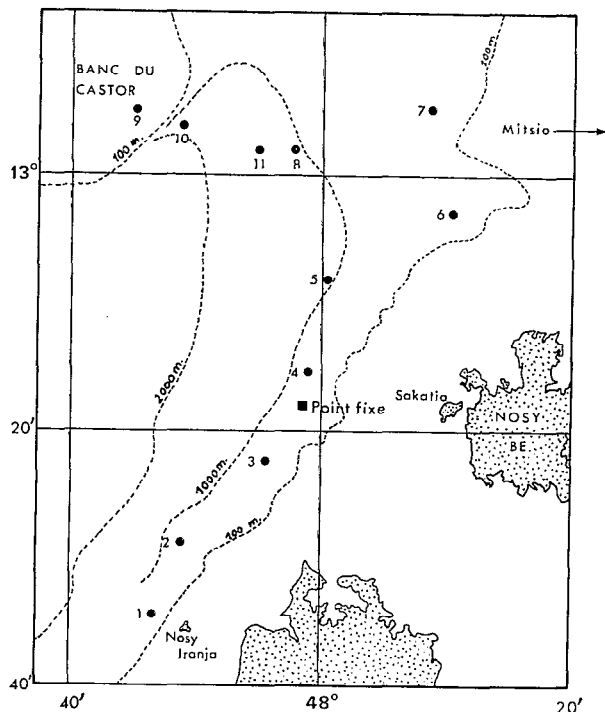


Fig. 1. — Carte des stations.

au delà, un eau de faible salinité (1) à peuplement caractéristique.

En chaque station étaient réalisés trois traits successifs au filet « Lucifer » de maille 180μ (PETIT *et al.*, 1969; PETIT et BOUR, 1971) utilisé verticalement aux immersions 500 à 200 m, 200 à 100 m, 100 à 0 m (à l'exception de la station du banc du Castor, fond 43 m : trait fond-surface).

Conformément aux conditions hydrologiques, les prélèvements dans la couche 100-0 m contiennent une faune composite. Pour l'ensemble des deux sorties, l'effectif de cette tranche est composé : à 29 % de l'espèce ubiquiste *Sagitta enflata*; à 6 % d'espèces néritiques-internes : *S. neglecta* et très petit nombre de *S. littoralis*; à 24 % d'espèces néritiques-externes : *S. ferox*, *S. robusta* + *galerita* (2), *S. bedfordii* et *Krohnitta pacifica*; à 39 % d'espèces océaniques tolérantes : *S. regularis*, *S. minima*, *S. bedoli*, *S. pacifica*, *Pterosagitta draco*; à 2 %, enfin, d'espèces océaniques strictes, épiplanctoniques ou profondes.

Entre 100 et 200 m on trouve 22 % de formes néritiques, et 11 % entre 200 et 500 m, preuve d'une diffusion significative à partir de la surface, même si ces pourcentages, en raison de la raréfaction générale du groupe avec la profondeur, ne correspondent qu'à des effectifs absolus faibles. Les espèces océaniques-tolérantes constituent 43 % des Chaetognathes entre 100 et 200 m, 17 % entre 200 et 500 m.

Ces différentes indications sont récapitulées dans le tableau I, où l'on a porté également, entre parenthèses, les proportions des différentes catégories par rapport à la totalité des Chaetognathes de la collection.

La couche 0-100 m contient 20 espèces sur 27 trouvées au total.

En conclusion si l'on excepte *S. enflata* (épiplanctonique ubiquiste), les espèces néritiques et océaniques tolérantes dominent dans la tranche superficielle, où les océaniques strictes sont, par contre, très mal représentées. Dans la couche 100-200 m les océaniques tolérantes dominent en proportion, bien qu'étant en nombre très réduit par rapport à la couche précédente. Dans la couche

TABLEAU I

Pourcentages des différentes catégories écologiques par tranches d'eau, et (entre parenthèses) par rapport à l'ensemble de la collection.

	<i>S. enflata</i>	néritiques	océaniques tolérantes	océaniques strictes	Total
0-100 m.....	29 (23,6)	30 (24,4)	39 (31,8)	2 (1,6)	100 (81,4)
100-200 m.....	10 (1,2)	22 (2,6)	43 (5,1)	25 (2,9)	100 (11,8)
200-500 m.....	8 (0,5)	11 (0,7)	17 (1,2)	64 (4,4)	100 (6,8)
0-500 m.....	(25,3)	(27,7)	(38,1)	(8,9)	(100)

(1) Salinités de l'ordre de 33,8 ‰ en surface ; 34,1 ‰ à 10 m ; 35,0 ‰ à 40 m ; 35,1 ‰ à 100 m ; 35,3 ‰ à 200 m (maximum de salinité) ; 34,8 ‰ à 500 m.

(2) La distinction entre ces deux espèces (DALLOT, 1971) n'avait pas encore été établie à l'époque du dépouillement de ces récoltes.

la plus profonde, enfin, les océaniques strictes dominent très largement. Ces faits suggèrent que les espèces que nous avons appelées océaniques strictes sont en fait des espèces profondes. Toutefois, ce préférendum ne se vérifie que dans quelques cas : *S. decipiens* (maximum à 100-200 m), *S. neodecipiens*, *S. lyra* (maximum à 100-200 m), *S. planctonis*, *Krohnitta subtilis* (maximum à 100-200 m), *Eukrohnita bathypelagica*; par contre, *S. hexaptera*, *S. pulchra*, *S. hispida*, *S. bedoti* sont épiplanctonique (elles sont d'ailleurs accidentellement rencontrées au dessus du plateau continental). Pour quelques espèces recueillies en trop petit nombre, on ne peut pas conclure.

L'examen des répartitions horizontales (trajet nord-sud) et dans le temps (point fixe) ne semble pas apporter d'autre renseignement écologique. Le double cycle nyctéméral ne permet de mettre en évidence un indice de migration verticale chez aucune espèce : les migrations, si elles se produisent, ont lieu à l'intérieur des strates découpées par l'échantillonnage. Le trajet de 11 stations le long du talus et jusqu'au banc du Castor révèle, pour certaines espèces, des différences d'abondance significatives entre les régions traversées : en particulier, richesse plus grande dans la partie nord que dans la partie sud de la zone prospectée pour *S. bedfordii*, *S. robusta*, *S. regularis*, *S. pacifica*, *S. neodecipiens*, *S. lyra*, *Krohnitta pacifica*, *Pterosagitta draco*. Néanmoins, la sortie n'ayant pas été répétée, il est impossible de savoir si cette répartition est fortuite ou caractéristique. Les valeurs moyennes, au point fixe réalisé deux semaines plus tard, paraissent quelconques par rapport aux valeurs trouvées aux stations 3 et 4 du trajet; *Pterosagitta draco*, qui était rare au cours du trajet (0 à 20 individus par station) et surtout représenté au nord, se montre régulier (15 à 60 individus par station) pendant toute la durée du point fixe. Dans l'état actuel, ces variations ne peuvent être décrites que comme une variabilité à l'échelle spatio-temporelle considérée. Cette variabilité est moins importante au point fixe que sur le trajet : coefficient de surdispersion moyen $c = 0,1$ dans le premier cas, $c = 1,0$ dans le second.

Nous ne retiendrons donc que la répartition verticale moyenne des diverses espèces. L'ensemble des résultats (effectifs moyens rapportés à 1000 m³ d'eau filtrée) fait l'objet du tableau II; nous avons exclu des statistiques la station du banc du Castor, ainsi qu'une récolte 200-100 m, pendant le point fixe, au cours de laquelle le câble avait pris un angle important par rapport à la verticale et forcé le filet à pêcher dans les couches supérieures, ainsi que l'atteste la composition de la récolte.

Nous avons introduit précédemment un autre

TABLEAU II

Effectifs rapportés à 1000 m³ d'eau filtrée, des diverses espèces de Chaetognathes récoltées dans les trois couches d'eau explorées : 0-100 m, 100-200 m et 200-500 m. Indication de la catégorie écologique entre parenthèses pour chaque espèce (NI = néritique interne; NE = néritique externe; OT = océanique tolérante; O = océanique stricte; OS = superficielles, OP = profondes).

1. <i>Sagitta inflata</i>	4530
(indifférente)	224
	41
2. <i>Sagitta bedfordii</i>	2115
(NE)	299
	22
3. <i>Sagitta regularis</i>	1982
(OT)	69
	14
4. <i>Sagitta minima</i>	1540
(OT)	368
	23
5. <i>Pterosagitta draco</i>	1030
(OT).....	79
	27
6. <i>Sagitta pacifica</i>	1022
(OT)	405
	19
7. <i>Sagitta neglecta</i>	961
(NI)	82
	20
8. <i>Sagitta robusta</i>	875
(NE)	33
	6
9. <i>Sagitta neodecipiens</i>	36
(OP)	145
	151
10. <i>Krohnitta pacifica</i>	362
(NE)	43
	6
11. <i>Sagitta decipiens</i>	20
(OP)	145
	87
12. <i>Sagitta lyra</i>	33
(OP)	135
	29
13. <i>Krohnitta subtilis</i>	59
(OP)	86
	14
14. <i>Sagitta ferox</i>	155
(NE)	13
	0
15. <i>Sagitta hexaptera</i>	59
(OS)	10
	1
16. <i>Sagitta pulchra</i>	36
(OS)	10
	1
17. <i>Sagitta planctonis</i>	0
(OP)	10
	13
18. <i>Sagitta littoralis</i>	20
(NI)	0
	0

19. <i>Sagitta hispida</i>	13	0
(OS)		0
20. <i>Eukrohnia bathypelagica</i>	0	0
(OP)		5
21. <i>Sagitta bedoti</i>	10	0
(OT)		0
22. <i>Eukrohnia hamata</i>	0	0
(O)		3
23. <i>Sagitta tasmanica</i>	3	0
(O)		0
24. <i>Sagitta bipunctata</i>	0	3
(O)		0
25. <i>Sagitta bierii</i>	0	3
(O)		3
26. <i>Sagitta maxima</i>	0	0
(O)		1
27. <i>Eukrohnia fowleri</i>	0	0
(O)		1

type d'analyse globale d'un peuplement planctonique (FRONTIER, 1969, 1977). On classe les espèces par ordre d'abondance décroissante; l'allure du graphique indiquant, en échelle log-log, l'abondance (relative ou absolue) de chaque espèce en fonction de son rang, renseigne sur l'état d'évolution de l'écosystème d'où est extrait le peuplement. Le stade le plus évolué se caractérise, semble-t-il, par un diagramme sensiblement aligné sur une droite de pente -1 , sauf à l'extrémité qui descend plus rapidement.

L'interprétation de ces régularités, observées dans le phytoplancton (TRAVERS, 1971) et le zooplancton (BINET et DESSIER, 1972), n'est pas encore bien établie. On peut, cependant, s'en faire une idée par comparaison avec les résultats établis grâce à la théorie de l'information, dans les ensembles structurés que constituent les langages. Une analyse serrée de ces problèmes a été faite par MANDELBROT (1952) et reprise par BRILLOUIN (1959).

Si les messages élémentaires d'un code sont tous équivalents du point de vue de leur durée, ou plus généralement du point de vue de leur « coût », quelle que soit la façon dont ce dernier est défini, le meilleur codage est celui qui correspond à une même fréquence d'utilisation de tous les messages élémentaires. Par contre, si les coûts sont différents (et c'est, pratiquement, toujours le cas), le codage le plus adapté correspond à une loi précise liant coûts et fréquences, c'est-à-dire une distribution de fréquence des coûts. Grosso modo, les messages

élémentaires doivent être d'autant moins fréquents qu'ils sont plus coûteux, mais ne doivent pas disparaître du code, sous peine de faire perdre à ce dernier sa capacité de transmettre l'information. L'équilibre se trouve réalisé dans les langages naturels, fruits d'une très longue évolution, à l'exclusion des langages artificiels tels que l'espéranto. La structure obtenue se caractérise par une distribution des mots, pouvant se traduire par un diagramme (log rang, log fréquence) aligné sur une droite de pente -1 prévue par la théorie.

Ces considérations semblent bien éloignées de l'écologie. En réalité, on sait qu'un écosystème est un réseau d'interactions hautement structuré, traversé par un flux incessant de matière et d'énergie. Ce réseau peut être décrit comme réseau d'information dans lequel chaque organisme individuel est un message élémentaire laissant ou ne laissant pas passer l'énergie. Dès lors, on peut s'attendre à ce que les écosystèmes les plus évolués satisfassent à des conditions d'équilibre analogues à celles que

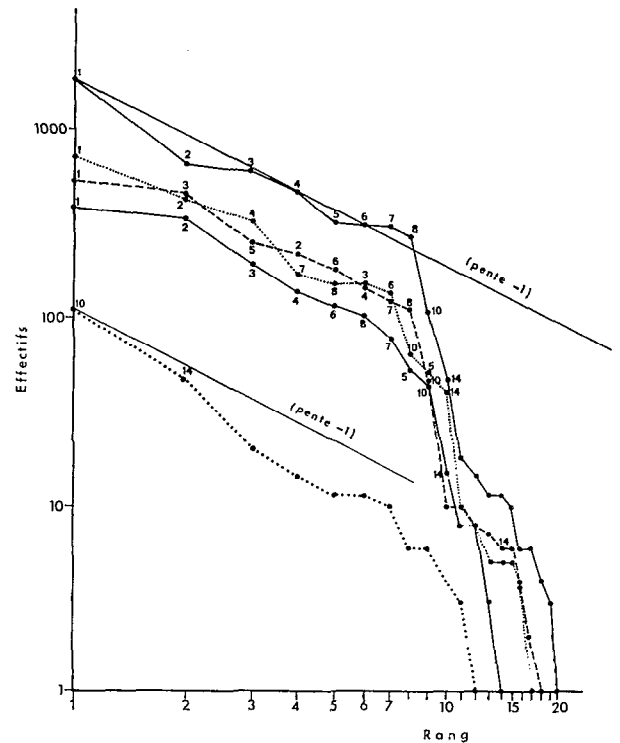


Fig. 2. — Diagrammes abondance — rang des espèces de Chaetognathes de la couche 0-100 m. Trait épais : pour l'ensemble de la série de récolte. Pointillé gras : pour la queue de distribution de l'ensemble précédent (9^e à 20^e espèce). Tireté : pour le trajet le long du talus. Pointillé fin : pour les stations nord du trajet. La numérotation des espèces le long des courbes est conforme à celle du tableau II.

nous venons de décrire pour les codes en général, et se traduisant par les mêmes lois. Il semble que ce soit ce que l'on constate effectivement.

Si on réalise le diagramme (rang, fréquence) pour les Chaetognathes de la couche 0-100 m (fig. 2), on constate un alignement approximatif des points représentatifs des 8 premières espèces, le long d'une droite de pente -1 (pour la commodité du graphique, l'échelle des abscisses a été doublée par rapport à celle des ordonnées). A partir de la 9^e espèce les fréquences diminuent brutalement, avec un palier entre la 11^e et la 15^e espèce. On peut considérer que les espèces constituant cette queue de distribution, espèces toutes océaniques strictes ou profondes, sont mal échantillonnées dans notre série de récoltes : leur fréquence de capture est exagérément faible par rapport à celle des espèces néritiques et océaniques-tolérantes qui constituent la base du peuplement. Nous rejoignons ici la remarque de MAC ARTHUR (1957), qui — dans un autre système de diagrammes, il est vrai — isole cette partie présomée mal échantillonnée, et retrouve alors la loi principale.

Il est remarquable que l'allure du diagramme pour nos Chaetognathes de 0-100 m est la même, que l'on considère la totalité de la collection (trait épais), ou le trajet seul (tireté), ou le point fixe seul (pointillé fin), ou enfin les seules stations nord du trajet (trait fin) : la pente générale du premier segment est la même; les 8 premières espèces sont les mêmes, mais leur ordre n'est pas le même dans les divers cas.

L'isolement de la queue de distribution (9^e à 20^e espèce : pointillé gras) conduit à un alignement de pente moyenne inférieure à -1 , suivi, là encore, d'une chute pour les espèces les plus rares; le palier est évidemment toujours manifeste.

Pour la couche 100-200 m (fig. 3), on n'obtient pas un alignement de pente -1 mais une distribution voisine de la distribution de MAC ARTHUR (modèle du bâton brisé) jusqu'à la 11^e espèce, puis une chute plus brutale que dans le modèle (trait épais; modèle de Mac Arthur pour 19 variables en pointillé fin). Si l'on isole les espèces rares (12^e à 19^e), on obtient pour elles une distribution irrégulière en raison de la faiblesse des effectifs, mais semblant à nouveau axée sur une distribution de Mac Arthur (pointillé gras; modèle de Mac Arthur pour 8 variables en pointillé fin).

Pour la couche 200-500 m, on trouve à nouveau un alignement suivant une pente -1 (fig. 3, trait interrompu) jusqu'à la 12^e espèce, puis une chute correspondant à 6 espèces rencontrées en 1 à 6 exemplaires dans l'ensemble des récoltes. Cette couche semble donc contenir un peuplement « équilibré », alors que la couche 100-200 m, à faune probablement

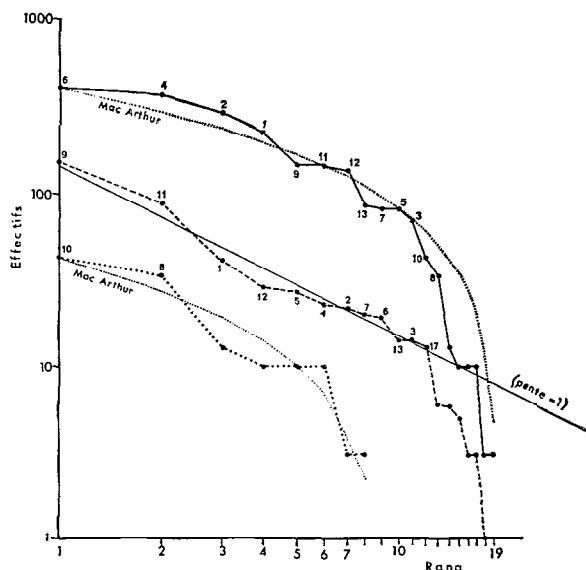


Fig. 3. — Diagrammes abondance — rang des espèces de Chaetognathes des couches 100-200 et 200-500 m. Les effectifs sont rapportés à 1000 m³ d'eau filtrée. Trait épais : couche 100-200 m. Pointillé gras : queue de distribution de l'ensemble précédent (12^e à 19^e espèce). Pointillé fin : distributions de Mac Arthur à 19 et 8 variables. Tireté : couche 200-500 m. La numérotation des espèces le long des courbes est conforme à celle du tableau II.

composite, révèle une répartition des individus en espèces conforme au modèle d'une quantité totale divisée au hasard en autant de compartiments qu'il y a d'espèces présentes (« bâton brisé »).

Nous avons enfin réalisé une étude de corrélations et une analyse en composantes principales (après transformation log sur les effectifs) sur l'ensemble des 10 espèces les plus abondantes de la strate 0-100 m : espèces 1 à 8, 10 et 14 du tableau II.

TABLEAU III

Extrait de la matrice des corrélations entre les 10 espèces les plus abondantes de la couche 0-100 m. (Numérotation des espèces conforme au tableau II).

espèces	3	5	6	10	14
2	.50	.34	.41	.54	—
3		.83	.74	.64	— .36
5			.50	.56	— .45
6				.41	— .19
10					— .10
1					— .28
7					— .27
8					— .35

Il apparaît, à la lecture de la matrice des coefficients de corrélation, un groupe homogène constitué des espèces 2, 3, 5, 6, 10. D'autre part *Sagitta ferox* (espèce 14) se trouve corrélée négativement à un certain nombre d'espèces (corrélation significative au seuil 5 % avec *Pterosagitta draco* seulement). Ces diverses corrélations sont récapitulées dans le tableau III, extrait de la matrice des corrélations.

Sagitta ferox est typique du peuplement néritique externe (BOUR et FRONTIER, 1974). Mais il en est de même, d'après nos travaux antérieurs sur le plan-

ton de Nosy Bé, de *S. bedfordii* et *Krohnitta pacifica*, associées ici à trois espèces océaniques tolérantes. Il est impossible d'interpréter ce résultat paradoxal dans l'état actuel de nos investigations.

L'analyse en composantes principales ne met en évidence que le groupement des cinq espèces mentionnées, et l'isolement de *S. ferox*, faits évidents au simple examen de la matrice des corrélations.

Manuscrit reçu au S.C.D. de l'O.R.S.T.O.M. le 16 juin 1976.

BIBLIOGRAPHIE

- BINET (D.) et DESSIER (A.), 1972. — Premières données sur les Copépodes pélagiques de la région congolaise. III. Diversité spécifique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. X, n° 3 : 243-250.
- BOUR (W.) et FRONTIER (S.), 1974. — Zooplancton de la région de Nosy-Be. IX. Répartition spatio-temporelle des Chaetognathes dans la province néritique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XII, n° 4 : 207-219.
- BRILLOUIN (L.), 1959. — La science et la théorie de l'information. Masson, Paris, 302 p.
- DALLOT (S.), 1971. — Les Chaetognathes de Nosy-Bé : description de *Sagitta galerita* sp. n. *Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam*, 2(3) : 13-22.
- DALLOT (S.) et LAVAL (Ph.), 1974. — Les Chaetognathes de Nosy-Be : *Sagitta littoralis* sp. n. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XII, n° 2 : 87-97.
- FRONTIER (S.), 1969. — Méthodes d'analyse statistique applicables à l'écologie du plancton. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M., Nosy-Bé*, 7, multigr. 33 p., 12 pl.
- FRONTIER (S.), 1977. — Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes. *Bull. Rech. océanogr.*, n° 3 sous presse.
- FURNESTIN (M.-L.) et RADIGUET (J.), 1964. — Chaetognathes de Madagascar (secteur de Nosy-Bé). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. II, n° 4 : 55-98.
- IBANEZ (F.), DUCRET (F.), DALLOT (S.), 1974. — Comparaisons de classifications biométriques relatives à *Sagitta regularis*, *Sagitta bedfordii* et *Sagitta neglecta*. *Arch. Zool. exp. gén.*, 115 : 207-227.
- MANDELBROT (B.), 1952. — Contribution à la théorie mathématique des jeux de communication. Thèse Univ. Paris, et *Publ. Inst. Stat. Univ. Paris*, 1953, 2(1/2), 121 p.
- PETIT (D.) et al., 1969. — Le filet « Lucifer » : description, manœuvre, performances. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy-Bé*, 9, multigr. 10 p., 6 pl.
- PETIT (D.) et BOUR (W.), 1971. — Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale (baie d'Ambaro, côte nord-ouest de Madagascar). 2) Méthodologie des prélèvements. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy-Bé*, 24, multigr. : 8-24, 4 pl.
- TRAVERS (M.), 1971. — Diversité du microplancton du golfe de Marseille en 1964. *Mar. Biol.*, 8 (4) : 308-343.