

ZOOPLANCTON DE LA RÉGION DE NOSY-BÉ. IX RÉPARTITION SPATIO-TEMPORELLE DES CHAETOGNATHES DANS LA PROVINCE NÉRITIQUE

Contribution à l'étude d'une baie eutrophique tropicale.

WILLIAM BOUR ET SERGE FRONTIER

Océanographes biologistes de l'O.R.S.T.O.M., Mission O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé (Madagascar) et Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer (France)

RÉSUMÉ

L'étude de la répartition des Chaetognathes fait apparaître une zonation côte-large, marquée par la succession d'espèces néritiques-internes (*Sagitta neglecta*, *S. littoralis*), intermédiaires (*S. bedfordii*, *Krohnitta pacifica*), néritiques-externes (*S. ferox*, *robusta*, *galerita*), océaniques tolérantes (*S. regularis*, *minima*, *bedoti*, *pacifica*, *Pterosagitta draco*). *S. enflata* est indifférente, quoique bien plus abondante sur le plateau qu'au large. Cette zonation est plus ou moins altérée au cours du cycle annuel en fonction des mouvements et mélanges des masses d'eau au-dessus du plateau continental.

Le tiers médian du plateau continental se révèle une zone privilégiée: on y observe à la fois le maximum d'abondance et le maximum de diversité des Chaetognathes. Du point de vue synécologique, richesse et diversité des formes carnivores sont des facteurs de stabilité de la biomasse, et correspondent à un écosystème « mature » — aboutissement d'une évolution de peuplement, se produisant au cours de la dérive de l'eau néritique-interne (c'est-à-dire formée dans les baies) vers le large.

ABSTRACT

Studying the distribution of Chaetognaths make aware an onshore-offshore zonation, which is marked by the succession of internal-neritic (*Sagitta neglecta*, *S. littoralis*), intermediate (*S. bedfordii*, *Krohnitta pacifica*), external-neritic (*S. ferox*, *robusta*, *galerita*) and tolerant-oceanic species (*S. regularis*, *minima*, *bedoti*, *pacifica*, *Pterosagitta draco*). *S. enflata* is indifferent, although much more abundant on the shelf than in the open sea. That zonation is modulated, along the annual cycle, following the movements and mixing processes of water masses upon the continental shelf.

The middle third of the shelf appears as a privileged zone, which contains the maximum of abundance and of diversity of Chaetognaths. Synecologically, abundance and diversity of carnivorous forms make the biomass stable, and correspond to a « mature » ecosystem — final state of the evolution of pelagic populations, during the derive of the intern-neritic water (that is, that made up in the bays) seawards.

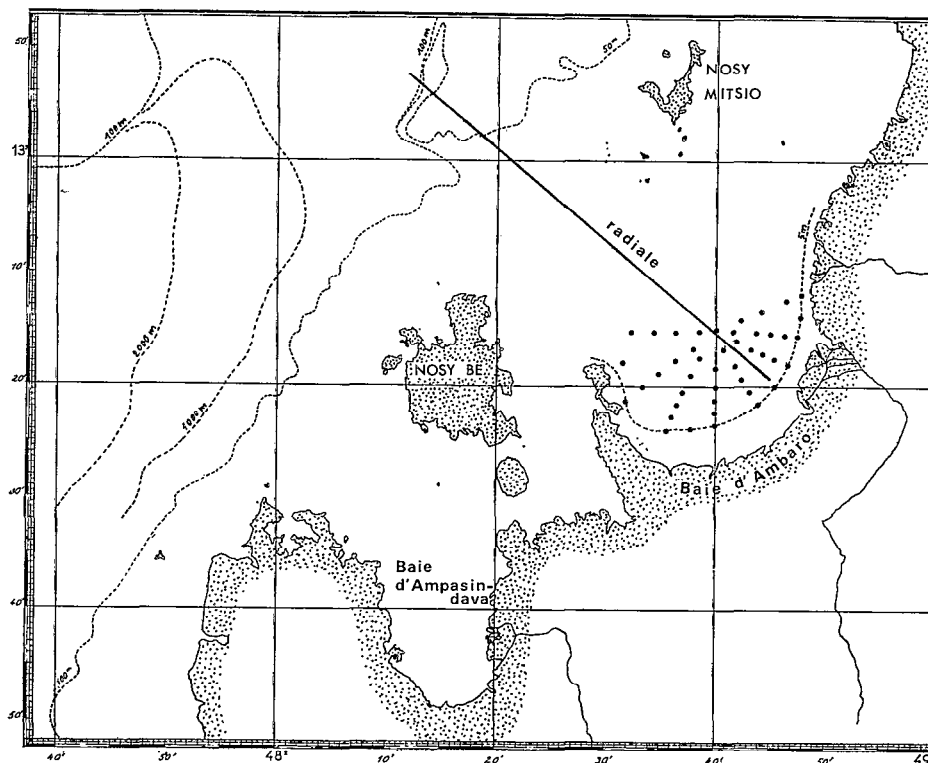


Fig. 1. — Carte des stations : radiale côte-talus et quadrillage de la baie d'Ambaro.

Les Chaetognathes de la région de Nosy Bé ont déjà fait l'objet d'une note préliminaire (FURNESTIN et RADIGUET, 1964) portant sur une petite collection récoltée en début de saison chaude (octobre à décembre 1960), sur la partie externe du plateau continental et un peu au-delà du talus. Cette étude est la première en date concernant les Chaetognathes de la côte malgache. Treize espèces sont inventoriées et font l'objet de remarques écologiques. On note, entre autres choses, la présence de formes océaniques jusque très près des côtes, et l'uniformité de la répartition des formes néritiques sur l'ensemble de la zone prospectée, qui comprenait des stations néritiques et des stations océaniques : en conclusion, un mélange de faune océanique et de faune néritique, que nous pourrions expliquer à l'issue du présent travail, eu égard à l'époque de prélèvement de cette première collection.

Par la suite, un grand nombre d'observations planctoniques a été effectué dans la région, du

voisinage de la côte au proche large, à toutes les époques de l'année.

Nous examinerons ici la répartition spatiale (horizontale) et saisonnière des espèces les plus abondantes au-dessus du plateau continental, telle qu'elle apparaît au dépouillement de deux séries de récoltes (voir carte des stations, fig. 1) :

— Une radiale d'une quinzaine de stations joignant le voisinage de la côte (au fond de la baie d'Ambaro) au talus continental à la latitude des îles Mitsio, exécutée à cinq époques de l'année différentes (1) (71 récoltes).

— Un quadrillage de la baie d'Ambaro, comprenant 44 stations espacées de 1 à 5 milles, et répété 20 fois en 14 mois consécutifs (novembre 1968 à décembre 1969). Les Chaetognathes n'ont été examinés que sur 19 séries, soit 836 récoltes.

Pour les deux séries, les récoltes planctoniques étaient effectuées par traits fond-surface d'un filet de maille 80 μ m. Ces observations contribuent

(1) Malheureusement aussi, en des années différentes : mai et août 1966, mars 1967, janvier et décembre 1970. Cependant, ainsi qu'il a pu être constaté pour les autres groupes zoologiques (FRONTIER *et al.*, 1971 ; FRONTIER, 1973 a et b ; PETIT, 1973) les caractères écologiques saisonniers de la région étudiée sont suffisamment définis et stables pour qu'un schéma satisfaisant en soit fourni par cette série de radiales, en dépit de l'hétérogénéité des dates.

essentiellement à la description écologique approfondie de la baie d'Ambaro, zone ayant fait l'objet d'un programme concerté à l'échelle du Centre de Nosy Bé, actuellement en cours de dépouillement. L'étude de la radiale permet de préciser la situation écologique de la baie au sein de la province néritique.

Des observations relatives à la partie externe du plateau continental et aux eaux du proche large feront l'objet d'une note ultérieure.

1. ÉTUDE DE LA RADIALE CÔTE-TALUS CONTINENTAL

Les conditions hydrologiques rencontrées aux cinq dates de réalisation de la radiale (3 janvier, 9 mars, 11 mai, 30 août, 1^{er} décembre) se conforme au schéma, décrit par ailleurs (PITON et MAGNIER, 1971; FRONTIER, 1973 a) des régimes hydrologiques saisonniers caractérisant la région de Nosy Bé. On observe l'alternance :

— d'un régime de stratification de la couche d'eau néritique, lié à un gradient côte-large de dessalure (été austral : janvier à avril); il s'établit alors une circulation générale de type « estuaire », présentant un maximum d'intensité en mars, et comprenant une dérive de surface vers le large des eaux dessalées, compensée par un contre-courant plus profond, qui entraîne vers la côte de l'eau extérieure;

— d'une homogénéisation horizontale et verticale de l'eau néritique, processus naissant en mai-juin au niveau de la partie externe du plateau continental, et atteignant les baies en août-septembre (hiver austral).

Mai et décembre représentent des périodes de transition.

Ce cycle annuel est assez bien illustré par la répartition des salinités de surface et de fond aux 5 dates d'exécution de la radiale (fig. 2).

Les conditions de récoltes ont été décrites précédemment (FRONTIER *et al.*, 1971). Treize espèces de Chaetognathes ont été dénombrées; leurs répartitions spatio-temporelles reflètent leurs écologies variées, que l'on peut classer approximativement en quatre types :

1.1. **Espèces indifférentes** (fig. 3). Un seul Chaetognathe répond à cette catégorie : *Sagitta enflata* Grassi. C'est l'espèce la plus abondante toute l'année : elle constitue toujours près de la moitié de l'effectif des Chaetognathes dans une récolte. Présente aussi bien près de la côte qu'au-delà du talus continental, cependant sa répartition n'est pas uniforme : les eaux du large sont en effet plus pauvres que les eaux néritiques — caractéristique

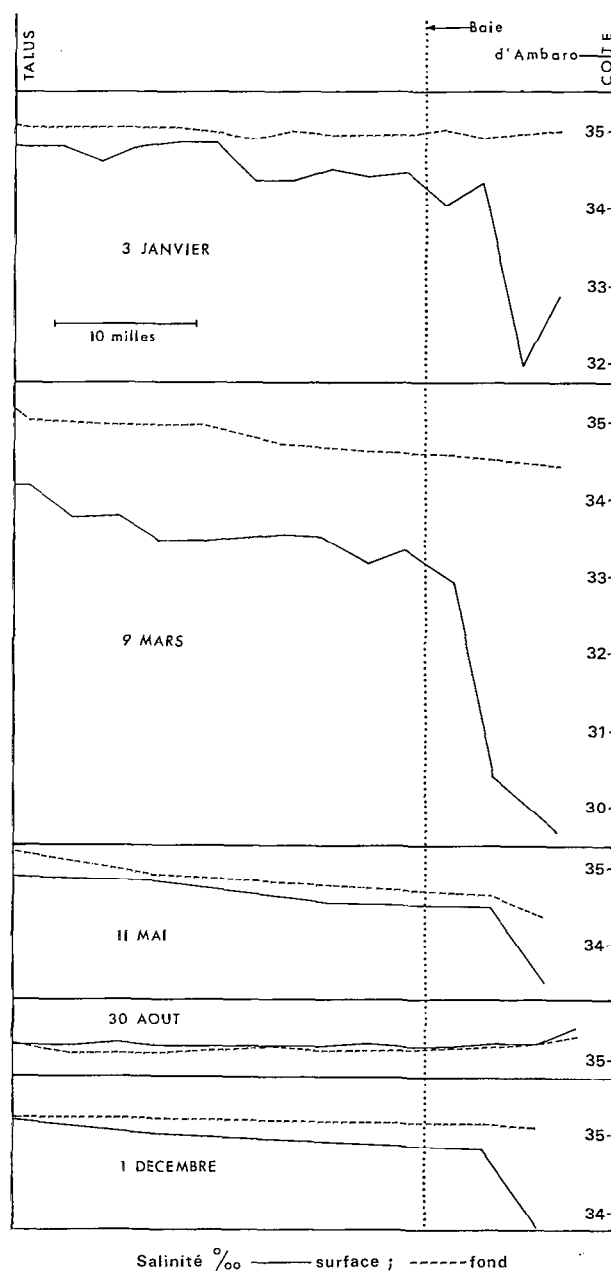


Fig. 2. — Radiale côte-talus : salinité en surface et au voisinage du fond.

très générale —, et l'espèce y marque une diminution d'abondance, qui s'étend parfois au bord externe du plateau, et en août (époque à laquelle l'homogénéisation de la masse d'eau néritique s'étend jusqu'à l'entrée des baies) à l'ensemble du plateau, baie exclue.

Par ailleurs, on observe pendant la saison humide (janvier, mars) une augmentation d'abondance

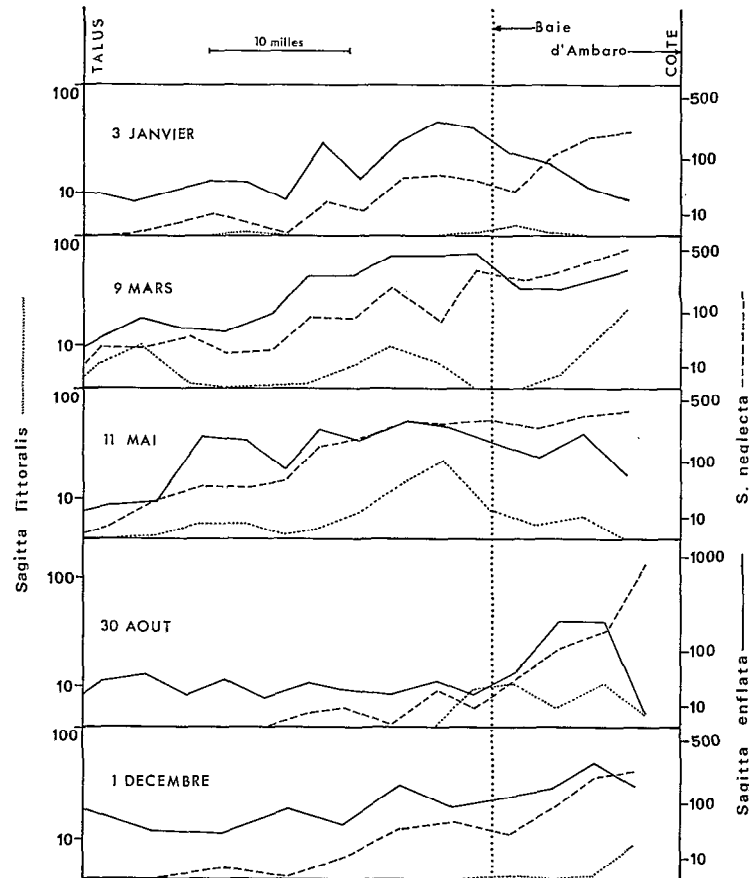


Fig. 3. — Radiale côte-talus : profils d'abondance de *Sagitta enflata*, *S. neglecta* et *S. littoralis*. En ordonnées : nombre d'individus par 6 m³ (échelle log²).

significative au niveau du tiers médian du plateau continental (de la partie externe de la baie, à une ligne approximative joignant Nosy Bé à Nosy Mitsio). Nous verrons, dans la suite de cet article, que cette zone privilégiée se caractérise par une richesse, une diversité et une stabilité générales de l'écosystème pélagique, se traduisant en l'occurrence par une abondance relative des espèces carnivores. En mai (début de la saison sèche) la communauté planctonique trophiquement équilibrée, riche en carnivores, s'étend à la presque totalité du plateau continental; elle n'est désorganisée qu'au moment de l'arrivée d'eau extérieure, conséquence de l'homogénéisation hydrologique : au bord du plateau en mai, dans les baies en septembre.

Les densités rencontrées pour *Sagitta enflata* sont

de l'ordre de 3 ou 4 individus par mètre cube en plancton très pauvre, 50 individus en plancton riche.

1.2. **Espèces néritiques-internes.** Deux espèces répondent à cette définition : *Sagitta neglecta* Aida et *S. littoralis* Dallot et Laval, la première étant beaucoup plus abondante que la seconde.

Les variations d'abondance de *S. neglecta* (1) (fig. 3) traduisent très bien les variations saisonnières d'extension de l'eau « néritique-interne » (eau formée dans les baies en saison des pluies). Le maximum d'extension de l'espèce vers le large se situe en mars, époque du maximum de la « circulation estuaire ». A partir de mai, le refoulement de la population vers la côte s'amorce; il est maximum,

(1) Nous avons probablement confondu sous cette dénomination deux espèces véritables : *neglecta*, et une espèce voisine encore non décrite (DALLOT, en préparation).

dans notre série d'observations, en août. A partir de décembre, c'est-à-dire dès les premières pluies, l'espèce repeuple les eaux de surface au-delà de la limite de la baie; cette dernière est donc peuplée en permanence. Pour l'ensemble du plateau, le maximum d'abondance de la population se situe en mai, après la fin de la saison humide.

Un schéma tout à fait analogue semble avoir lieu pour *Sagitta littoralis*, mais, en raison du petit nombre d'individus capturés, la répartition semble plus sporadique (fig. 3).

1.3. **Espèces néritiques-externes.** Cinq espèces montrent une répartition les rattachant au peuplement « néritique-externe » : *Sagitta ferox* Doncaster, *S. robusta* Doncaster, *S. galerita* Dallot (1), *S. bedfordii* Doncaster et *Krohnitta pacifica* Aida.

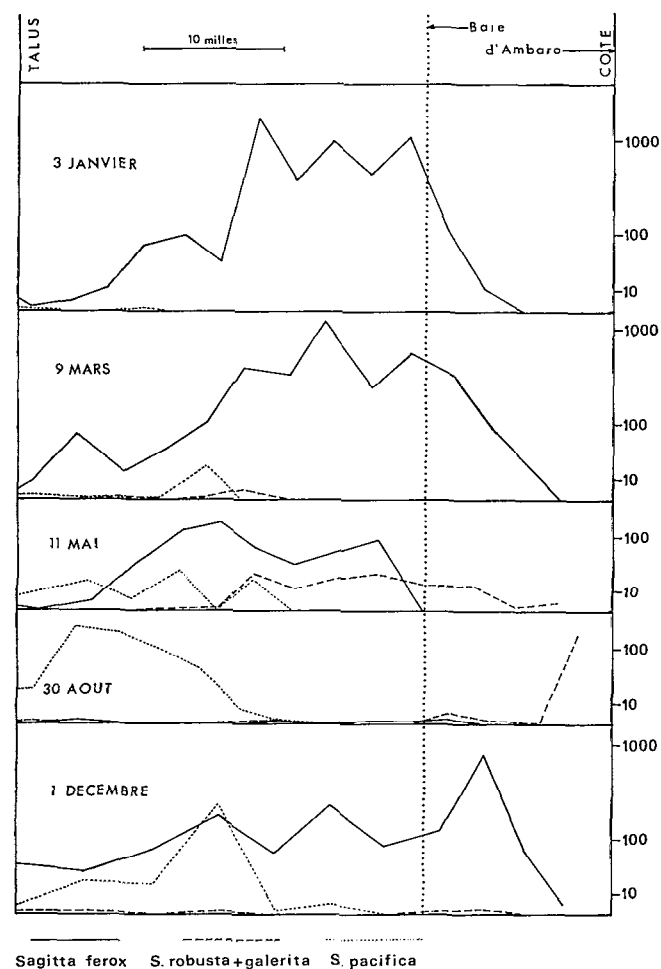


Fig. 4. — Radiale côte-talus : profils d'abondance de *Sagitta ferox*, *S. robusta*+*galerita*, *S. pacifica*. En ordonnées : nombre d'individus par 6m³ (échelle log²).

(1) L'espèce *S. galerita* n'ayant été décrite par DALLOT que postérieurement au dépouillement de ces récoltes, *galerita* et *robusta* ont été confondues. Il semble que la première soit largement majoritaire, tout au moins à l'intérieur de la baie (DALLOT, *com. pers.*).

Sagitta ferox (fig. 4), la plus abondante du groupe, montre en saison des pluies et jusqu'en mai un maximum d'abondance très accusé au niveau du tiers médian du plateau continental, une raréfaction brutale dans la baie (absence complète dans la moitié interne) et une raréfaction plus progressive en direction du talus, que n'atteint qu'un très petit nombre d'individus, probablement entraînés par la dérive de surface. Le maximum d'abondance pour l'ensemble du plateau continental, et pour la zone privilégiée située à mi-distance entre la côte et le talus, a lieu en mars. La population est clairsemée en mai, et a presque complètement disparu en août.

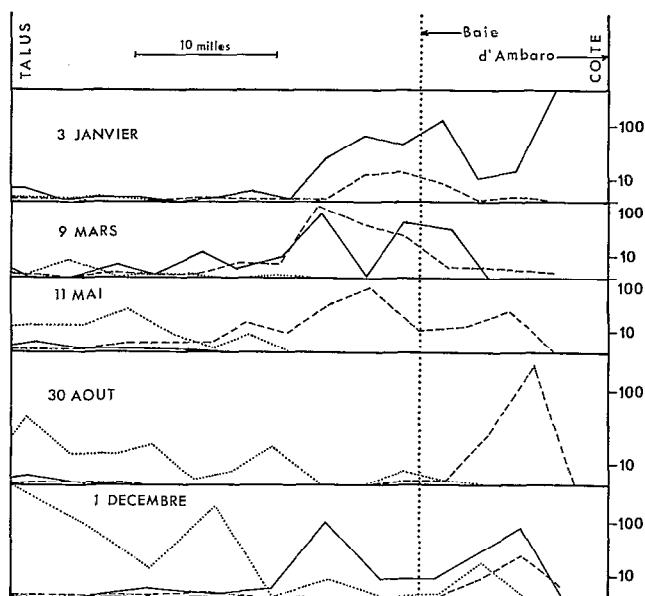
Sagitta robusta+*galerita* (fig. 4) n'ont été rencontrées en nombre appréciable que dans la radiale de mai; elles occupent alors le plateau continental à l'exception de son quart externe et de la moitié interne de la baie. En août, une densité notable est observée très près de côte.

Sagitta bedfordii (fig. 5) se rencontre, dans notre radiale, presque exclusivement pendant la saison des pluies. L'abondance maximale semble se situer dans la baie, proximité de la côte exclue, et jusqu'à une dizaine de milles au-delà de la limite externe de la baie. Le maximum d'extension vers le large a lieu, comme toujours, en mars, cependant qu'elle se raréfie dans la baie.

Krohnitta pacifica (fig. 5) montre une répartition radiale parente de la précédente. Toutefois l'espèce est relativement abondante en saison sèche (étant refoulée à l'intérieur de la baie : août), et moins abondante en saison humide. En fait, ses fluctuations d'abondance sont relativement proches de celles que montre *Sagitta littoralis*, et seule sa quasi-absence de la baie en pleine saison des pluies pendant qu'elle est abondante à l'extérieur, montrant qu'elle évite les conditions d'estuaire, nous incite à l'exclure du groupe « néritique-interne ». La même remarque vaut pour l'espèce précédente : *Sagitta bedfordii* et *Krohnitta pacifica* semblent donc réaliser un schéma écologique intermédiaire entre celui des peuplements néritiques externe et interne.

1.4. **Espèces océaniques-tolérantes.** Cinq espèces incontestablement océaniques tolèrent leur transport au-dessus du plateau continental : en saison sèche à la faveur d'une diffusion latérale à partir du large, conséquence de l'homogénéisation hydrologique; et au maximum de la saison des pluies, à la faveur du contre-courant profond de la circulation « estuaire ». Ce sont *Sagitta regularis* Aida, *S. minima* Grassi, *S. bedoti* Beraneck, *S. pacifica* Tokioka, *Pterosagitta draco* Krohn (fig. 4 à 6).

Les populations de ces espèces pénètrent sur le



Sagitta bedfordii Krohnitta pacifica Pterosagitta draco

Fig. 5. — Radiale côte-talus : profils d'abondance de *Sagitta bedfordii*, *Krohnitta pacifica* et *Pterosagitta draco*. En ordonnées : nombre d'individus par 6 m^3 (échelle \log^2).

plateau (essentiellement sur la moitié externe de ce dernier, mais parfois jusque dans la partie externe de la baie) en saison sèche, et s'y maintiennent jusque début décembre. Elles en sont éliminées par les premières pluies importantes (mi-décembre).

La pénétration de saison humide est beaucoup plus limitée et sporadique; elle atteint néanmoins parfois l'intérieur des baies au maximum de la circulation « estuaire » (mars), et les espèces s'y maintiennent jusqu'en début de saison sèche (mai) : c'est le cas de *S. bedoti* (1).

En conclusion, les cinq espèces peuvent servir d'indicateurs d'une pénétration d'eau du large au-dessus du plateau continental.

2. ÉTUDE D'UN CYCLE ANNUEL EN BAIE D'AMBARO

Les quadrillages réalisés en baie d'Ambaro entre novembre 1968 et décembre 1969 permettent d'éta-

(1) Le détail des répartitions est malaisé à comprendre. Ainsi, on ne sait pas pour quelle raison certaines espèces, en saison des pluies, pénètrent jusque dans la baie, et d'autres non ; peut-être s'agit-il de degrés dans la tolérance aux conditions néritiques, mais le petit nombre d'observations, et la petitesse des effectifs récoltés ne permettent pas de conclure. D'autre part on constate que le maximum de pénétration par diffusion latérale a lieu pour la radiale de décembre, mais peut-être cette singularité est-elle fortuite, liée aux aléas de la circulation locale ou à l'existence d'une onde interne.

(2) Les données cartographiques complètes seront publiées dans un document annexe (BOUR, FRONTIER, PETIT, sous presse).

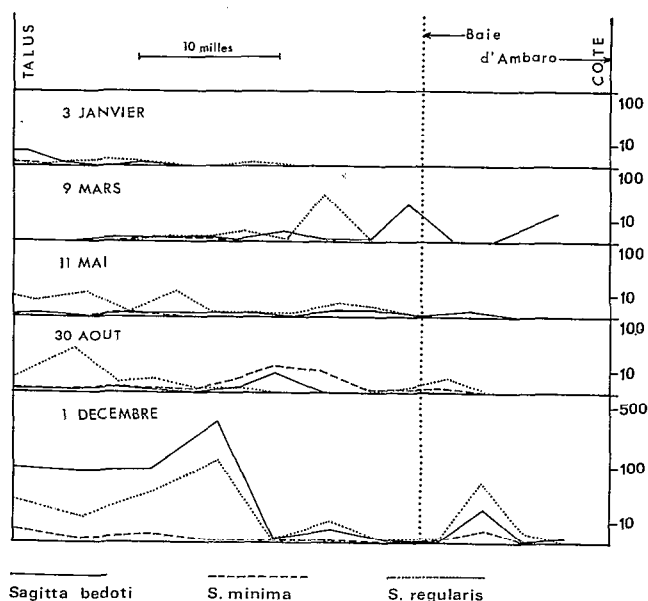


Fig. 6. — Radiale côte-talus : profils d'abondance de *Sagitta bedoti*, *S. minima* et *S. regularis*. En ordonnées : nombre d'individus par 6 m^3 (échelle \log^2).

blir, pour chaque date d'observation, une carte approchée de la microrépartition. À partir de cette carte il est possible d'estimer par planimétrie la quantité totale d'individus présents sur l'ensemble de la zone quadrillée (FRONTIER, 1973 c). Ce total estimé suit au long de l'année des variations caractéristiques, que traduit un graphique considérablement plus régulier que les graphiques obtenus classiquement à partir d'une ou plusieurs stations isolées. Nous précisons ainsi la répartition dans la baie, et le cycle annuel d'abondance de la totalité du groupe, et des six espèces les plus littorales (2).

2.1. Total des Chaetognathes. Il semble que la répartition à l'échelle de la baie de l'ensemble des Chaetognathes ne révèle qu'une « patchiness » d'allure variable, vraisemblablement fonction de la courantologie instantanée, et difficilement analysable.

Par contre les variations saisonnières d'abondance, telles qu'elles apparaissent après intégration de cette microdistribution, sont très significatives. Nous les comparerons aux variations du nombre total

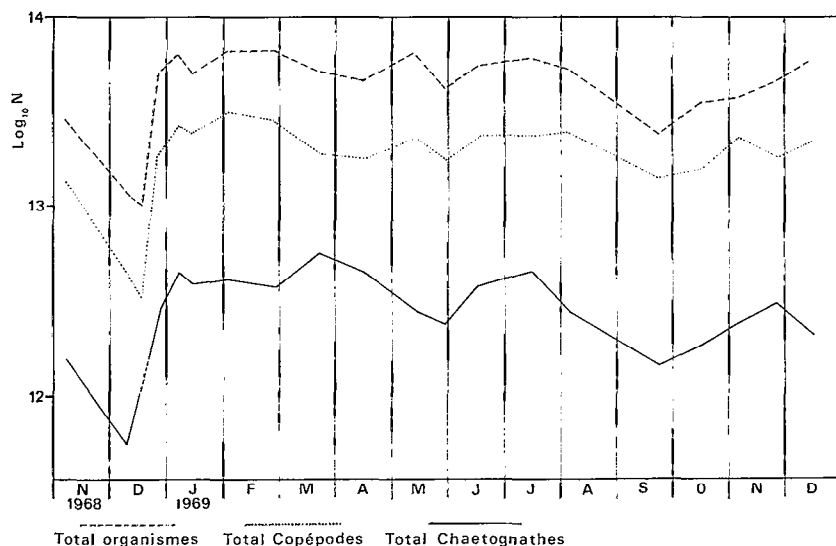


Fig. 7. — Cycle annuel en baie d'Ambaro : variation du nombre d'organismes estimé sur l'ensemble de la baie (total des organismes planctoniques, total des Copépodes, total des Chaetognathes).

d'organismes zooplanctoniques, calculé de la même façon, et du nombre total des Copépodes (fig. 7).

On constate pour les trois catégories une remarquable stabilité des effectifs pendant une grande partie de l'année, qui s'oppose aux fluctuations saisonnières généralement prononcées des espèces individuelles. L'accident le plus important est la chute très générale qui s'observe le 10 décembre 1968, et que nous avons signalée précédemment pour d'autres groupes zoologiques (FRONTIER 1973 a et b; PETIT, 1973). Nous avons attribué cet appauvrissement fugitif du plancton de la baie à un déséquilibre trophique intervenu au moment des premières pluies de la saison. L'enrichissement brutal dû au déversement des premières crues fluviales dans le milieu appauvri de fin de saison sèche induit des développements phytoplanctoniques rapides et intenses, suivis avec un très court délai par celui de populations phytophages. Cette biomasse, se développant trop vite, épuise le milieu, s'effondre, se reconstitue, à un rythme sans doute rapide et que nous n'avons pu saisir, en raison de l'espacement de nos observations. Cette situation semble durer un mois à un mois et demi. Passé cette période, l'écosystème acquiert une remarquable stabilité, se traduisant ici par une constance du nombre total d'organismes zooplanctoniques, du nombre total de Copépodes et du nombre total de Chaetognathes calculés pour l'ensemble de la baie.

Cette stabilisation semble pouvoir être attribuée à trois causes, probablement simultanées :

- à mesure que la saison des pluies s'établit, les apports terrigènes se régularisent, fournissant un apport ininterrompu de matériel nutritif;

- l'écosystème se diversifie; en particulier, l'apparition de carnivores en grand nombre suit celle des phytophages, et stabilise les populations de ces derniers par une « exploitation » (MARGALEF, 1968) qui les maintient à un niveau inférieur au seuil d'épuisement du milieu;

- la circulation « estuaire » qui s'établit vers janvier, et devient maximale en février-mars, réalise elle aussi une « exploitation » du peuplement planctonique, en entraînant régulièrement une partie de ce dernier, en surface, hors de la baie.

A noter que la circulation « estuaire » intervient également dans la diversification du peuplement puisque, par son contre-courant profond, elle entraîne des quantités importantes d'eau externe à l'intérieur de la baie; cette eau externe, et tout spécialement celle qui provient de la zone immédiatement extérieure à la baie, contient un plancton relativement « mature » et riche en carnivores adultes et reproducteurs (cf. répartitions radiales décrites au § 1) : sa pénétration dans la baie augmente donc l'exploitation trophique des populations néritiques-internes.

Un fait remarquable est que la biomasse planctonique, stabilisée au cours de la saison des pluies, se maintient encore plusieurs mois après le tarissement (avril) des arrivées d'eau douce. L'équilibre écologique semble tel que l'écosystème se maintient, principale-

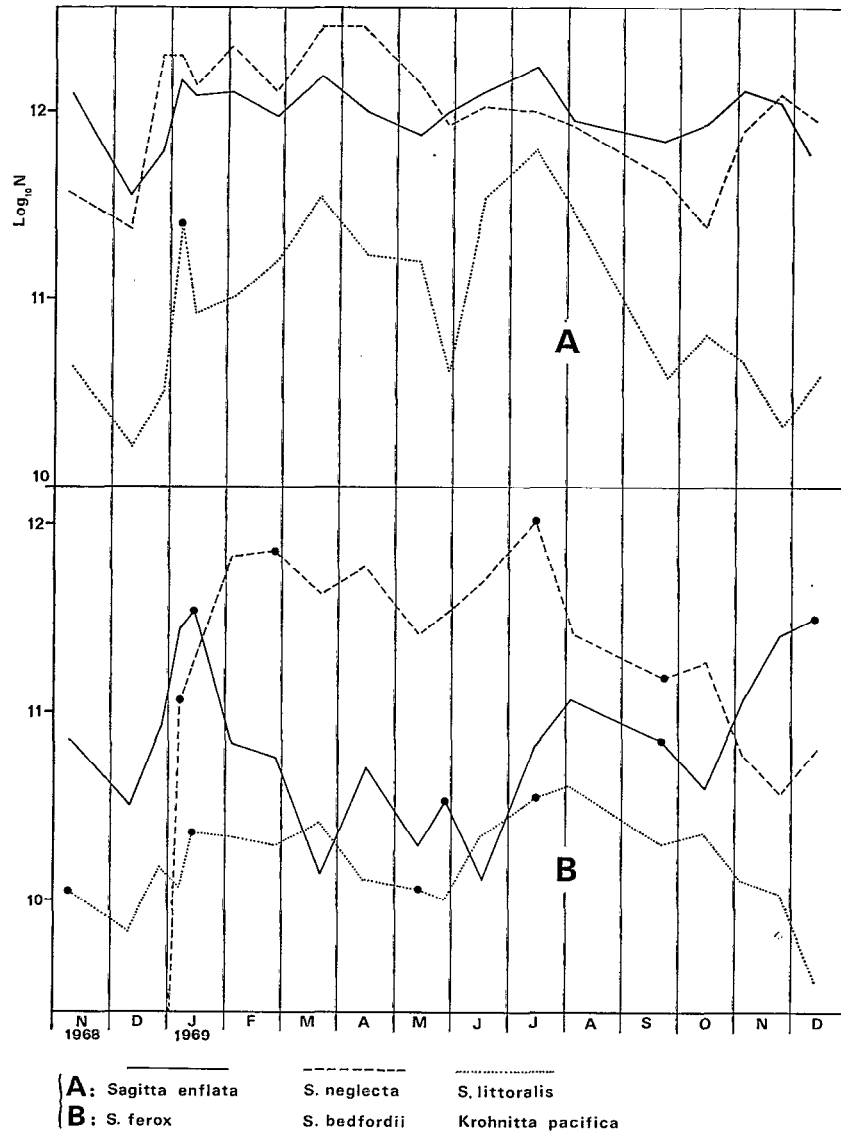


Fig. 8. — Cycle annuel en baie d'Ambaro : variations de l'effectif de six espèces de Chaetognathes sur l'ensemble de la baie. Les points correspondent aux répartitions cartographiées aux figures 9 à 12.

ment sans doute grâce à un cycle court des éléments (1), pendant la première moitié de la saison sèche. Une eutrophisation secondaire se produit peut-être en mai. Elle serait, d'après les travaux de PITON et MAGNIER (1971, 1972), une conséquence de la remise en circulation d'un matériel nutritif immobilisé au voisinage du fond, en saison

des pluies, par la stratification de la couche d'eau néritique. De fait, on observe en mai une augmentation de teneurs en sels nutritifs et de la biomasse phytoplanktonique dans l'ensemble de la couche d'eau, ainsi qu'une augmentation de certaines formes phytophages, telles que *Creseis acicula* (FRONTIER, 1973 b). Le phénomène n'est cependant

(1) Hypothèse qui semble confirmée par les observations ultérieures de SOURNIA (1972), PITON, MAGNIER et CITEAU (1973) en baie d'Ampasindava, montrant que les taux de sels nutritifs et de chlorophylle et la productivité primaire se maintiennent à un niveau élevé, sans fluctuations considérables, jusque fin juin.

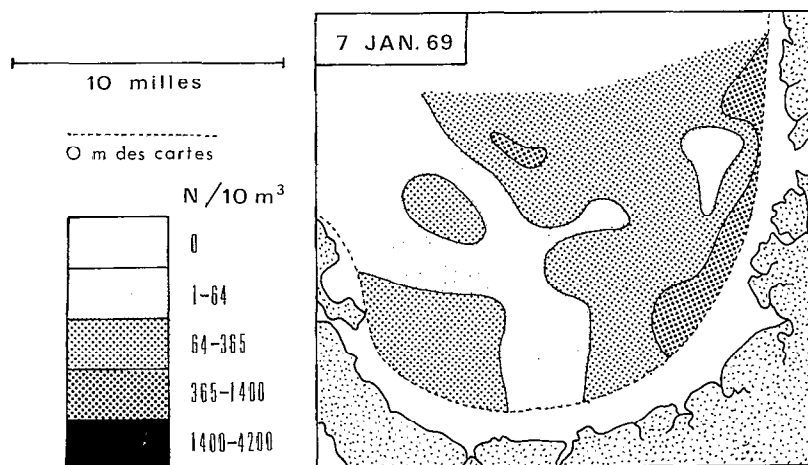


Fig. 9. — Répartition de *Sagitta littoralis* en baie d'Ambaro le 7 janvier 1969.
L'échelle des trames vaut pour les figures 9 à 12

sans doute pas simple, puisque d'autres phytophages montrent au contraire une chute d'abondance (Cladocères : FRONTIER, 1973 a).

Toujours est-il que le nombre total de Chaetognathes diminue légèrement en mai dans notre cycle annuel, ce qui pourrait indiquer un rajeunissement fugace du peuplement. Cette diminution est de faible amplitude, mais paraît significative; d'autre part, elle se trouve réalisée pour chacune des six espèces observées, comme cela se produit pour les diminutions de décembre et de septembre, dues à d'autres causes.

La communauté planctonique n'est désorganisée (la biomasse s'effondre) qu'au moment de l'arrivée de l'eau extérieure, suite à l'homogénéisation hydrologique qui caractérise la saison sèche : juillet en une station de référence dans la baie d'Ampasindava (SOURNIA, 1972), septembre dans nos observations de baie d'Ambaro. Dès novembre, le nombre total d'organismes zooplanctoniques, de Chaetognathes et de Copépodes recommence à augmenter; l'espacement des sorties ne permet pas d'observer en début de saison humide 1969 d'appauvrissement fugitif du milieu, comme en 1968.

2.2. *Sagitta enflata*. Comme nous l'avons signalé, l'espèce constitue près de 50 % des Chaetognathes de la plupart des récoltes. La répartition à l'échelle de la baie, aux différentes dates du cycle annuel, ne révèle qu'une « patchiness » sans tendance écologique apparente. L'effectif estimé par intégration sur l'ensemble de la baie montre, au cours de l'année, des variations très semblables à celles du nombre total de Chaetognathes (fig. 8 A) : niveau stable, sauf diminutions significatives en décembre, mai et septembre-octobre. *Sagitta enflata* reflète donc bien,

dans ses fluctuations d'abondance, les fluctuations de l'ensemble du groupe, et son caractère d'espèce « indifférente » (dans l'intervalle de conditions écologiques rencontrées ici) se trouve confirmé. Notons que la littérature scientifique ne signale la disparition de l'Inde et du Pakistan, pendant la mousson d'été (GEORGE, 1952, 1953).

2.3. *Sagitta neglecta*. Pas de répartition significative à l'échelle de la baie, en dehors d'une « patchiness » prononcée. L'abondance totale sur la baie (fig. 8 A) est maximale de janvier à avril. On note une diminution en mai (on ne la constatait pas sur la radiale : on doit admettre des décalages dans le temps, et des variations d'intensité d'une année sur l'autre, des phénomènes saisonniers). La population ne reprend pas, par la suite, son niveau antérieur. Enfin, elle s'effondre en octobre, atteignant le même niveau que lors des déséquilibres trophiques de décembre.

2.4. *Sagitta littoralis*. Environ dix fois moins abondante que la précédente dans la baie, cette espèce montre une répartition un peu plus significative puisque les densités supérieures à 35 individus par mètre cube environ, quand elles existent, se localisent le plus souvent près de la côte (fig. 9). L'estimation du nombre total sur la baie (fig. 8 A) indique des fluctuations relatives plus importantes que pour les deux espèces précédentes, ce qui pourrait être en partie attribué à l'incertitude d'échantillonnage sur des effectifs trop faibles. Il semble que, mise à part une diminution fugitive fin mai, la population augmente régulièrement dans

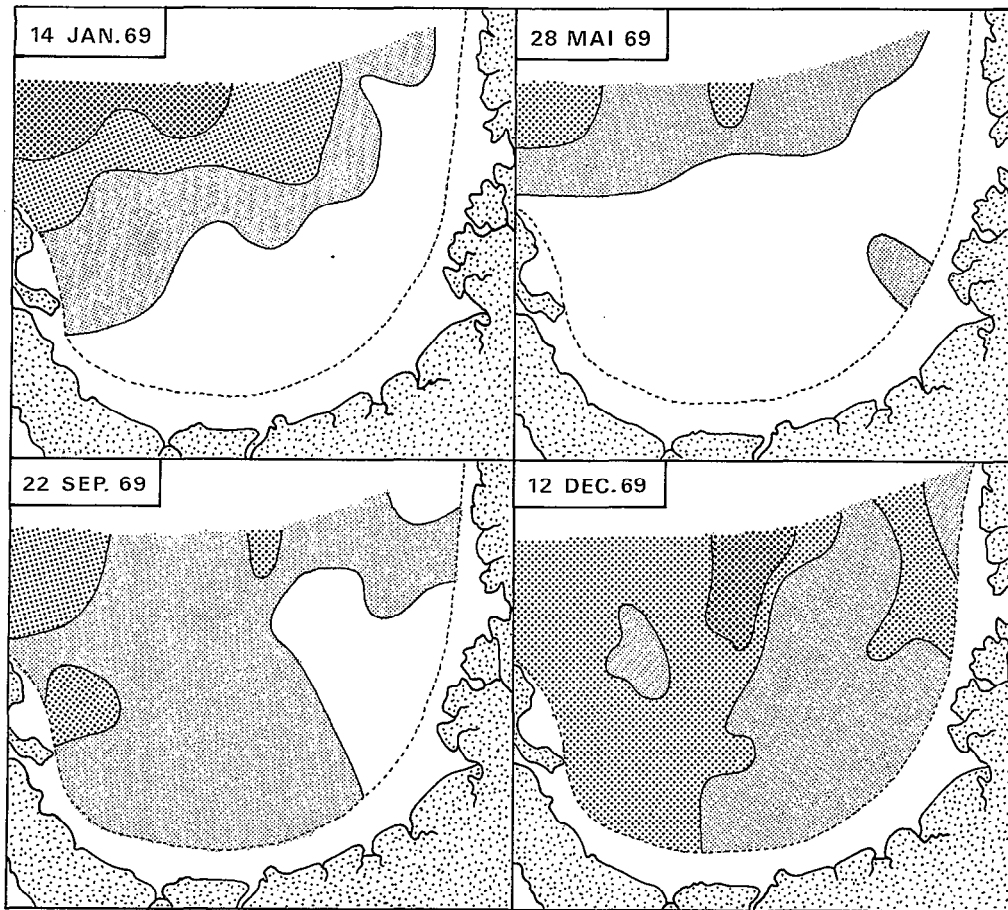


Fig. 10. — Répartitions de *Sagitta ferox* en baie d'Ambaro à quelques dates du cycle annuel 1968-1969.

un rapport de 1 à 7 ou 8, de janvier à août, puis s'effondre, et reste faible jusqu'en décembre inclusivement.

2.5. *Sagitta ferox*. Cette espèce est, comme nous l'avons établi par l'étude de la radiale, typiquement néritique-externe, et sa présence dans la baie traduit cette appartenance écologique : la partie ouest ou nord-ouest de la baie est toujours nettement plus riche ; les parties les plus proches de côte sont le plus souvent dépourvues de l'espèce (fig. 10). Les variations saisonnières de l'abondance totale sur la baie (fig. 8 B) sont assez malaisées à interpréter. En effet, à partir d'un niveau d'abondance assez faible, on note des augmentations significatives à deux époques : d'une part de juillet à septembre, conséquence de l'homogénéisation horizontale de la masse d'eau néritique — période suivie par une chute en octobre, reflet de l'appauvrissement général

du milieu ; d'autre part en décembre-janvier, par le fait d'une pénétration dans le nord ou le nord-ouest de la baie, dont le mécanisme n'a pu être mis en évidence. Notons que l'étude de la radiale n'aboutit pas exactement au même schéma ; les aléas de la circulation locale semblent être prépondérants dans la répartition de l'espèce sur la partie externe de la baie.

2.6. *Sagitta bedfordii*. Espèce absente ou presque absente en novembre et décembre, abondante de janvier à juillet (à une petite chute près, en mai), puis diminuant à partir d'août et jusqu'à la saison des pluies suivantes (fig. 8 B). A noter que ce schéma se révèle assez différent de celui donné par la radiale, exécutée en d'autres années (espèce déjà présente dans la baie en décembre ; diminution en mars ; absence à partir de mai). Les raisons de cette disparité sont inconnues. La répartition horizontale

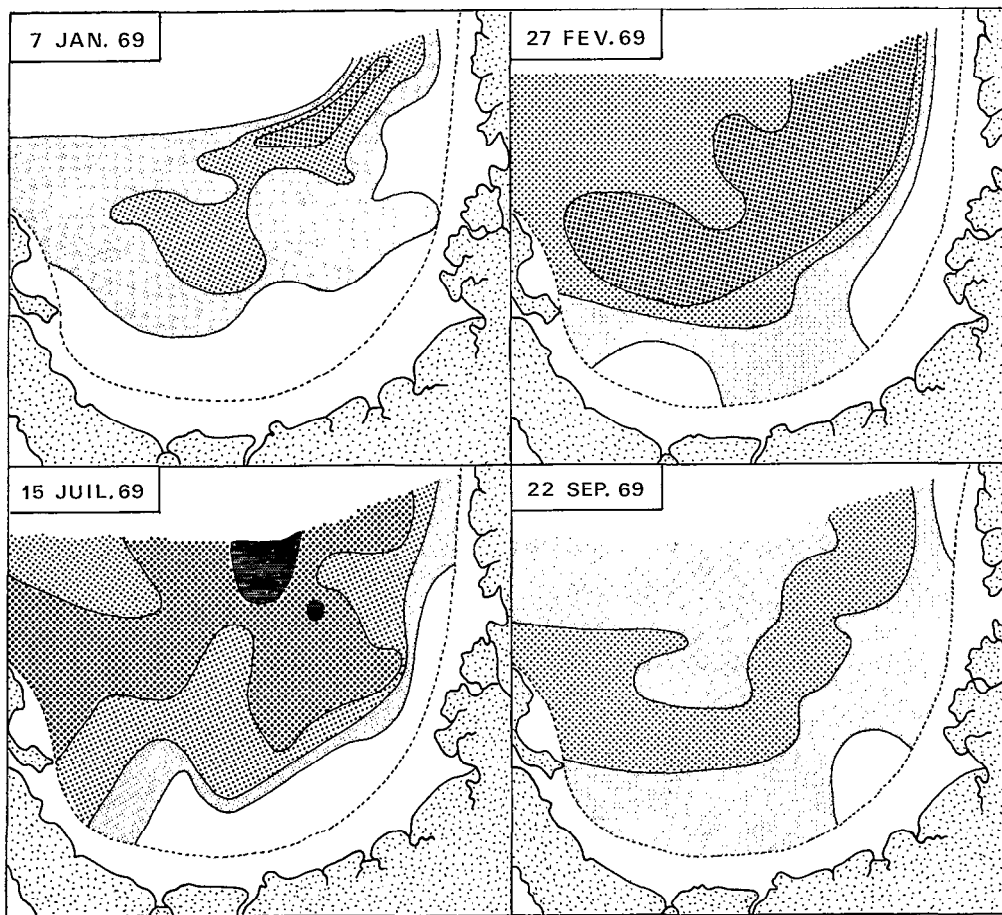


Fig. 11. — Répartitions de *Sagilla bedfordii* en baie d'Ambaro à quelques dates du cycle annuel 1968-1969.

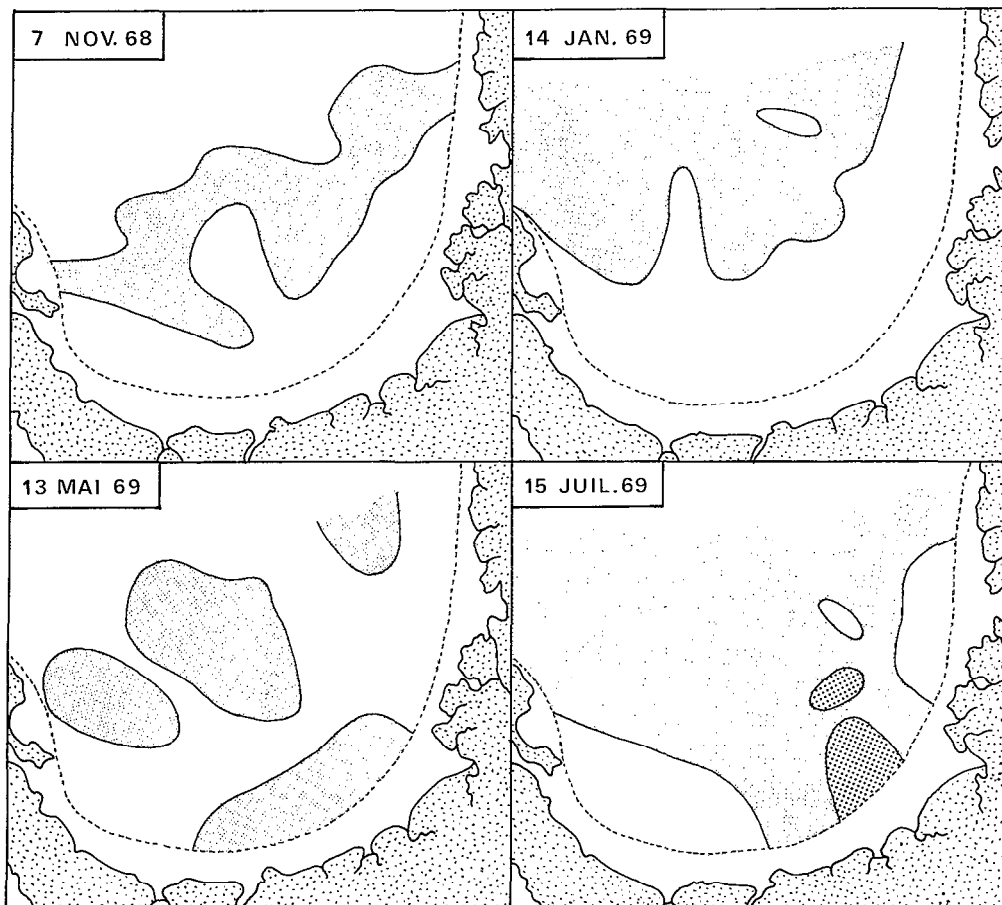


Fig. 12. — Répartitions de *Krohnilla pacifica* en baie d'Ambaro à quelques dates du cycle annuel 1968-1969.

à l'échelle de la baie (fig. 11) montre fréquemment un maximum d'abondance vers la zone médiane, une diminution en direction de la côte (souvent absence complète près de côte), et une diminution (généralement sans disparition complète) vers le large. Lorsqu'il n'en est pas ainsi — et que l'espèce n'est pas rare —, on observe un gradient côte-large d'abondance : absence ou rareté près de la côte, abondance maximale au large; on peut imaginer que l'abondance diminue à nouveau, à quelque distance de la sortie de la baie : on retrouve ainsi le schéma fourni par la radiale côte-talus, suite auquel nous avons conclu au caractère intermédiaire de l'écologie de cette espèce qui chevauche, semble-t-il, les peuplements néritiques externe et interne.

2.7. *Krohnitta pacifica*. Cette espèce est plus rare. De ce fait, sa répartition spatiale et annuelle est plus difficile à interpréter. Néanmoins, la situation précédente semble se renouveler : fréquent maximum dans la zone centrale, absence près de côte sauf en saison sèche, et parfois au large (fig. 12). Les fluctuations de l'abondance totale semblent moins accentuées que chez les espèces précédentes (fig. 8 B); on note encore la diminution de décembre et celle de mai, mais celle de septembre-octobre n'est pas apparente : le maximum se situe en août, comme sur la radiale.

Les autres espèces n'ont été rencontrées en baie d'Ambaro que de façon très sporadique, et en trop petit nombre pour pouvoir donner lieu à des conclusions.

3. CONCLUSIONS

Comme pour les autres groupes zooplanctoniques, la répartition spatio-temporelle des diverses espèces de Chaetognathes est commandée par deux facteurs fondamentaux :

— le gradient côte-large de conditions écologiques, qui induit une zonation faunistique;

— l'alternance des saisons hydro-climatiques, qui d'une part intervient sur la biologie de la communauté planctonique, en particulier par le cycle annuel de l'enrichissement organique; d'autre part détermine les variations de l'extension des différentes zones écologiques et la nature des contacts entre ces zones.

Une zone semble privilégiée : celle qui, en saison humide, chevauche la partie externe de la baie, et le plateau continental approximativement jusqu'à la ligne Nosy Bé - Nosy Mitsio. Elle abrite un peuplement néritique-interne tout à fait typique, entraîné à l'extérieur de la baie par la dérive de surface, superposé à un peuplement de type néritique-externe, entraîné dans la baie par le contre-courant profond de la circulation « estuaire ». Cette situation a été décrite antérieurement pour d'autres groupes zoologiques : Cladocères, Euphausiacés, Mollusques (FRONTIER, 1973 a et b), Sergestidae (PETIT, 1973).

Au cours de la dérive en direction du large des eaux de surface, le peuplement néritique-interne semble avoir le temps d'accomplir une certaine maturation et d'acquiescer une diversité (comprenant, entre autres, l'augmentation du nombre de carnivores) qui s'ajoute à la diversité due à la superposition des peuplements. On observe, dans la zone intermédiaire que nous venons de définir, et qui semble peuplée par une sorte de « stade climax » de l'écosystème néritique-interne, le maximum d'abondance de l'espèce « indifférente » *Sagitta enflata* et des espèces néritiques-externes ou intermédiaires *S. ferox*, *S. bedfordii* et *Krohnitta pacifica*, cependant que les espèces néritiques-internes *S. neglecta* et *S. littoralis* sont encore abondantes. Il s'agit donc d'une zone d'abondance maximale et de diversité maximale pour les Chaetognathes. Abondance et diversité des carnivores sont en liaison avec la stabilité relative de la biomasse (et très certainement de la productivité secondaire) zooplanctoniques, mise en évidence par la stabilité annuelle des divers groupes zoologiques aux stations de référence localisées dans cette zone (station 3 : voir FRONTIER, 1970). Il existe là un stock de matière vivante à niveau stabilisé, à renouvellement rapide, apte à supporter une production tertiaire importante et régulière.

Insistons enfin sur l'intérêt des espèces océaniques-tolérantes, qui permettent de suivre la pénétration de l'eau du large au-dessus du plateau continental alors même que les conditions hydrologiques sont trop homogènes (saison sèche), ou que cette pénétration est trop sporadique (saison des pluies) pour pouvoir être mise en évidence par les méthodes physico-chimiques habituelles.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 10 octobre 1974.

BIBLIOGRAPHIE

- BOUR (W.), FRONTIER (S.), PETIT (D.), *sous presse*. — Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale (baie d'Ambaro, côte nord-ouest de Madagascar). 7. Répartition spatiale et annuelle de quelques taxons. Deuxième partie. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy-Bé*, 50, *multigr.*
- DALLOT (S.) et LAVAL (P.), 1974. Les Chaetognathes de Nosy-Bé : *Sagitta littoralis* sp. n. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XII, n° 2 : 87-97.
- FRONTIER (S.), 1970. — Zooplancton de la région de Nosy-Bé. IV) Plancton de surface aux stations 3, 4 et 11. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. VIII, n° 2 : 3-17.
- FRONTIER (S.), BOUR (W.), PETIT (D.), 1971. — Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale (baie d'Ambaro, côte nord-ouest de Madagascar). 3. Situation écologique de la baie : étude d'une radiale côte-océan. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy-Bé*, 24 : 25-38, 37 pl., *multigr.*
- FRONTIER (S.), 1973 a. — Zooplancton de la région de Nosy-Bé. V) Cladocères (Contribution à l'étude d'une baie eutrophique tropicale). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XI, n° 3 : 259-272.
- FRONTIER (S.), 1973 b. — Zooplancton de la région de Nosy-Bé. VI) Ptéropodes, Hétéropodes. Première partie : espèces holonéritiques et néritiques-internes (Contribution à l'étude d'une baie eutrophique tropicale). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XI, n° 3 : 273-290.
- FRONTIER (S.), 1973 c. — Évaluation de la quantité totale d'une catégorie d'organismes planctoniques dans un secteur néritique. *J. exp. mar. Biol. Écol.*, 12 : 299-304.
- 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.
- GEORGE (P. C.), 1952. — A systematic account of the Chaetognaths of the Indian coastal waters, with observations on their seasonal fluctuations along the Malabar coast. *Proc. nat. Inst. India*, 18 : 657-689.
- GEORGE (P. C.), 1953. — The marine plankton of the coastal waters of Calicut, with observations on the hydrological conditions. *J. Zool. Soc. India*, 5 : 76-107.
- MARGALEF (R.), 1968. — Perspectives in ecological theory. The Univ. of Chicago Press (Chicago series in Biology), 111 p.
- PETIT (D.), 1973. — Zooplancton de la région de Nosy-Bé. VIII) Répartition spatio-temporelle du genre *Lucifer* (Décapodes Sergestidae) dans la province néritique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XI, n° 3 : 373-385.
- PITON (B.) et MAGNIER (Y.), 1971. — Les régimes hydrologiques de la baie d'Ambaro (Contribution à l'étude d'une baie eutrophique tropicale). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. IX, n° 2 : 149-166.
- PITON (B.) et MAGNIER (Y.), 1972. — Le cycle annuel des sels nutritifs et des pigments dans les baies de la côte nord-ouest de Madagascar. *Ann. Univ. Madagascar, sér. Sci. nat. Math.*, 9 : 93-104.
- PITON (B.), MAGNIER (Y.), CITEAU (J.), 1973. — Une période de poussée phytoplanktonique près de Nosy-Bé (Madagascar) en 1971. III) Conditions hydrologiques. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XI, n° 2 : 191-200.
- SOURNIA (A.), 1972. — Une période de poussée phytoplanktonique près de Nosy-Bé (Madagascar) en 1971. II) Production primaire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. X, n° 3 : 289-300.