

ZOOPLANCTON DE LA RÉGION DE NOSY-BÉ - V) CLADOCÈRES

Contribution à l'étude d'une baie eutrophique tropicale

SERGE FRONTIER

Océanographe biologiste de l'O.R.S.T.O.M., Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé (Madagascar)
et Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer (France)

RÉSUMÉ

Variations spatio-temporelles des populations de Penilia avirostris et Evadne tergestina. Les deux espèces appartiennent au peuplement néritique interne, la première plus strictement côtière que la seconde. Les populations se développent très vite dans les baies dès les premières pluies importantes (décembre), et montrent un premier maximum d'abondance en février-mars, un second en juillet-août, séparés par un appauvrissement d'intersaison. Le premier maximum est le maximum principal pour Evadne, et le second un maximum secondaire; la situation est inverse pour Penilia. Les populations s'effondrent en septembre.

En période de stratification de l'eau néritique (saison humide) Evadne se tient en moyenne dans des couches plus superficielles que Penilia. Il s'ensuit que la dérive de surface vers le large, liée à la circulation de « type estuaire » régnant à cette époque de l'année, entraîne en zone néritique externe préférentiellement la première espèce (d'ailleurs plus abondante que la seconde en cette saison).

Les populations de Cladocères semblent suivre de très près les variations d'abondance de phytoplancton, elles-mêmes sous l'influence directe des apports fluviaux. Elles constituent, par la puissance de filtration qu'elles représentent, un maillon essentiel des chaînes trophiques.

ABSTRACT

Spatiotemporal variations of the populations of Penilia avirostris and Edvane Tergestina. The two species belong to the internal neritic settlement, the former more strictly coastal than the latter. The populations develop very fast in the bays, since the very first heavy rains (December), and reach a first maximum level in February-March, a second in July-August separated by an interseasonal decrease. The first maximum is the principal maximum for Edvane and the second a secondary maximum. The situation is the opposite for Penilia. The populations decrease drastically in September. In times of stratification of the neritic water (wet season), Edvane remains generally in the more superficial layers than Penilia. Consequently, as the surface drifts toward the open sea, together with the circulation of the « estuary » type prevailing at this time of the year it sweeps away in preference the first species (which is, besides, more abundant than the second in this season) towards the external neritic zone.

Cladoceres populations seem to follow very closely the abundance variations of phytoplankton, the latter being directly affected by river supplies. They make up an essential link of trophic chains by the filtration power they represent.

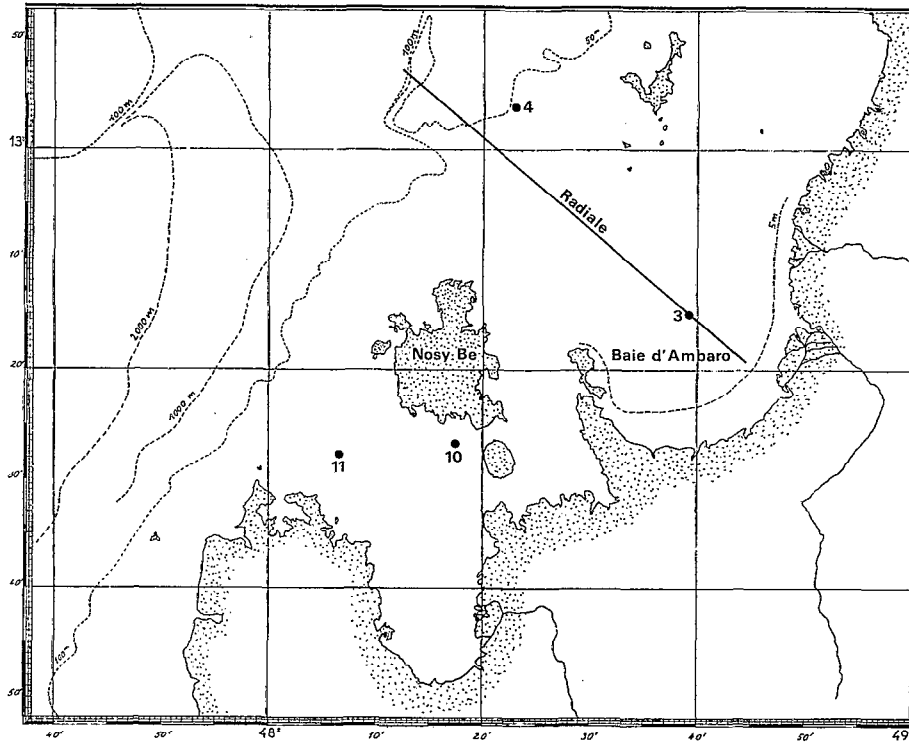


Fig. 1. — Carte des stations.

Deux espèces de Cladocères constituent une fraction importante du peuplement planctonique du plateau continental, dans la région de Nosy-Bé : *Evadne tergestina* Claus et *Penilia avirostris* Dana (1). Les populations de ces deux espèces se développent essentiellement, sur la côte nord-ouest de Madagascar, à l'intérieur des baies richement approvisionnées en eau douce à la saison des pluies : c'est-à-dire qu'elles sont « néritiques-internes » au sens défini précédemment (FRONTIER, 1966, 1970). Nous avons tenté de préciser leur répartition spatio-temporelle.

1. Étude d'une radiale côte-océan.

Une radiale joignant le fond de la baie d'Ambaro (à l'est de Nosy-Bé) au talus continental à la latitude de l'archipel des Mitsio (voir carte fig. 1) a été effectuée à cinq époques de l'année différentes. En dépit de l'hétérogénéité des dates (2), les résultats obtenus permettent de donner une première description de la répartition des deux espèces suivant un gradient

côte-océan, et des variations de celui-ci selon les saisons.

La population de *Penilia avirostris* (fig. 2 a, trait plein) se développe en baie d'Ambaro à partir de la fin de la saison humide (mars). Un essaim est observé près de la côte en mai (1600 individus par mètre cube en moyenne sur un trait fond-surface); à cette époque l'espèce s'étend au-delà de la limite de la baie. Au début de la saison sèche elle est refoulée dans la baie et s'y maintient, abondante, pendant la première moitié de cette saison. Puis elle devient rare, pour ne réapparaître en abondance qu'au milieu de la saison humide suivante.

Evadne tergestina (fig. 2 a, trait interrompu) présente une répartition côte-océan voisine de celle de *Penilia*, mais avec un certain décalage saisonnier. La population disparaît presque complètement durant la saison sèche et réapparaît brusquement, dépassant les limites de la baie, dès les premières pluies importantes (décembre). En mars une popu-

(1) Une troisième espèce, *Podon Schmackeri* Poppe a été rencontrée une fois très près de côte. Les diverses déterminations nous ont été indiquées par le Dr. N. DELLA CROCE, que nous remercions vivement ici.

(2) 11 mai et 30 août 1966 ; 9 mars 1967 ; 3 janvier et 1^{er} décembre 1970.

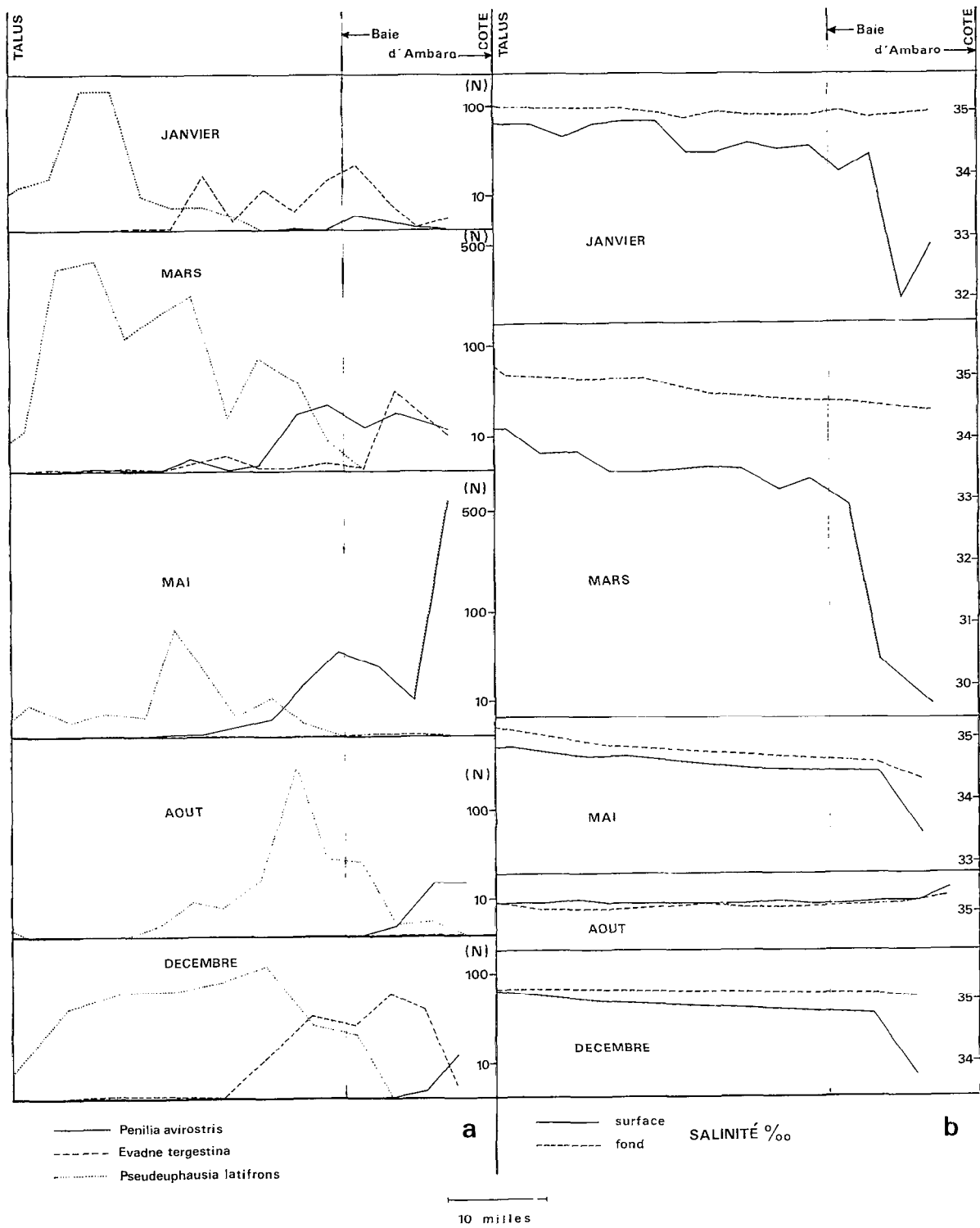


Fig. 2. — Radiale côte-talus. a : nombres (N) d'organismes par 10 m³ ; échelle log² ; b : salinités en surface et au fond.

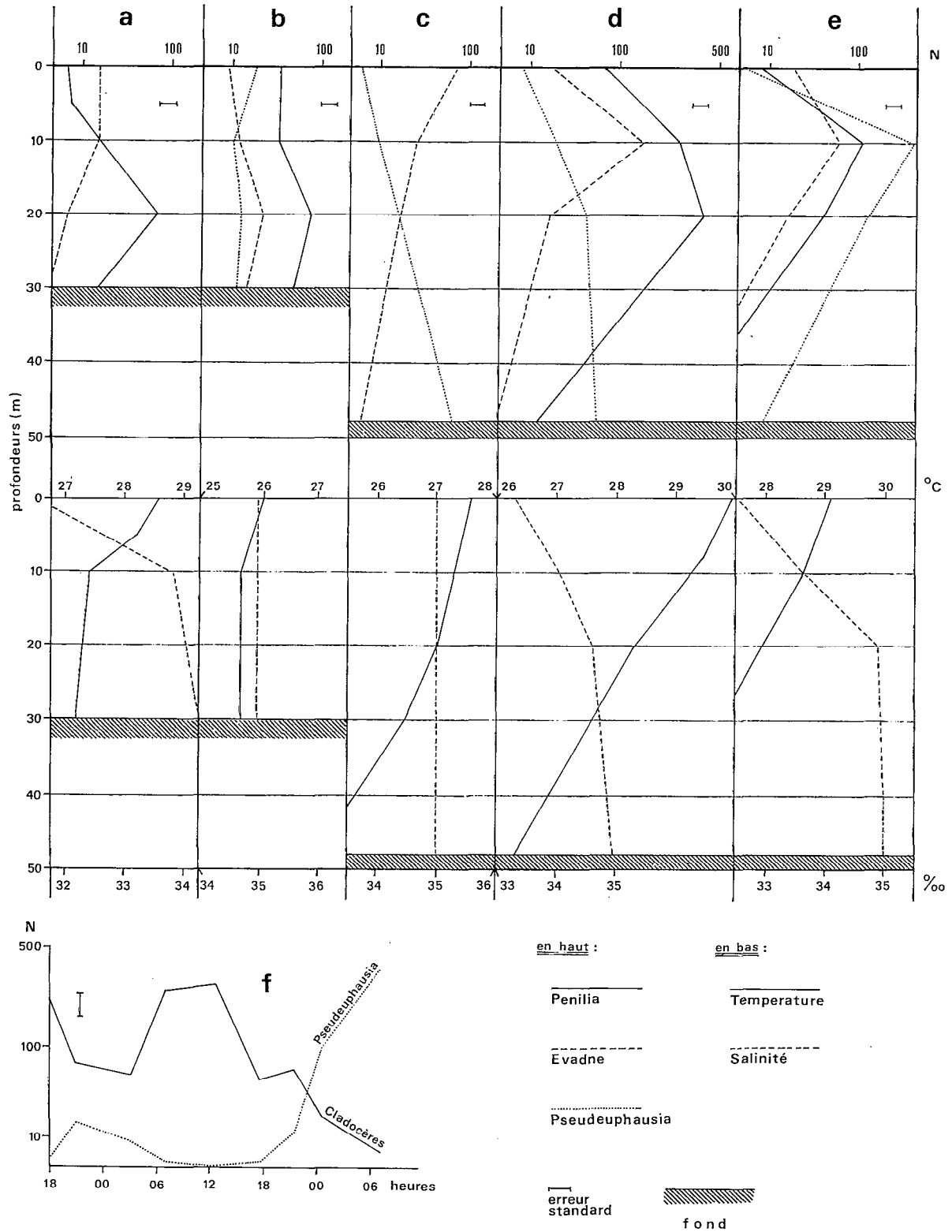


Fig. 3. — Répartitions verticales (moyennes sur 24 à 48 heures) ; a : station 3, janvier 1968 ; b : station 3, juillet 1968 ; c : station 11, octobre 1967 ; d : station 11, avril 1967 ; e : station 11, février 1967. f : station 3, juillet 1968, variations horaires de l'abondance moyenne pour les différentes profondeurs.

lation importante occupe la plus grande partie de la baie; quelques individus sont transportés jusqu'au voisinage du talus continental — phénomène en relation avec une dérive de l'eau de surface vers le large en saison humide, sur laquelle nous reviendrons plus loin.

Nous pouvons dès maintenant comparer ces répartitions avec celles des caractères hydrologiques du milieu. En regard des graphiques représentant les variations d'abondance des espèces, nous avons figuré les variations de salinité en surface et près du fond (fig. 2 b). Ce facteur caractérise en effet assez bien la stratification de la couche d'eau néritique, en même temps qu'il mesure l'importance de l'apport d'eau douce sur le plateau (référence est faite alors à l'eau de surface au large, dont la salinité se maintient au voisinage de 35 ‰). La comparaison des profils halins aux diverses époques de l'année permet de retrouver les caractéristiques du régime hydrologique décrit par PITON et MAGNIER (1971) : en saison humide (décembre-avril) d'importants apports d'eau douce provoquent la formation en surface d'une couche d'eau dessalée s'étendant parfois jusqu'au-delà du talus continental; il s'établit alors, sans doute sur l'ensemble du plateau continental, une circulation de « type estuaire » (mouvement d'eau vers le large, quantitativement supérieur à l'apport d'eau douce, et compensé par un afflux d'eau vers la côte dans les couches sous-jacentes). L'intensité maximale du phénomène se situe à l'intérieur des baies, et en février-mars. Le passage de l'eau très diluée à l'eau moins diluée est rapide, tant dans le sens horizontal que dans le sens vertical. Aux intersaisons (mai d'une part, novembre-décembre d'autre part) la stratification est nettement moins accusée et apparaît surtout dans la moitié interne de la baie. En saison sèche enfin (juin-octobre) on constate une homogénéité verticale et horizontale très poussée de l'eau néritique; les conditions hydrologiques rencontrées sur l'ensemble du plateau sont alors très voisines de celles rencontrées dans le proche large, exception faite d'une frange côtière dans laquelle, sur une épaisseur très faible (fonds inférieurs à 5 m), l'eau se trouve sursalée par suite d'une évaporation intense. L'homogénéité maximale de la couche d'eau se situe, dans la baie, en septembre.

Ces schémas moyens varient en fait quelque peu d'une année à l'autre, ainsi que le montreront les données exposées plus loin. Par ailleurs, il faut considérer que les états stratifié et homogène ont un caractère statistique. Le processus d'homogénéisation verticale est permanent tout au long de l'année, et en rapport essentiellement avec les coups de vent, fréquents dans la région. L'effet quasi instantané

d'un coup de vent est représenté par PITON et MAGNIER, 1971 (22 janvier 1968, sur fond de 12 m). Pendant la saison humide, la stratification est néanmoins entretenue en permanence par l'apport ininterrompu d'eau douce en surface. En saison sèche cet apport étant tari, l'homogénéité s'établit non seulement sous l'action de la diffusion turbulente, mais également par pénétration d'eau du large vers les côtes. Ce dernier point est démontré par l'arrivée dans les baies, à cette époque de l'année, d'espèces appartenant au peuplement océanique. Le phénomène est probablement en liaison avec le changement de direction du courant général au large de Nosy-Bé, parallèle au talus continental en saison humide, et tendant à lui devenir perpendiculaire en saison sèche (DONGUY et PITON, 1969).

La figure 2 représente également, à titre de comparaison, la répartition radiale de l'espèce néritique externe *Pseuseuphausia lalifrons* (fig. 2 a, trait pointillé). Cette répartition apparaît bien, à toutes les saisons, complémentaire de celle des deux Cladocères.

2. Répartitions spatio-temporelles aux stations 3, 4 et 11.

Il convient de rappeler que la station 3 se situe à l'ouverture de la baie d'Ambaro c'est à dire à la limite des zones néritique externe et néritique interne; les stations 4 et 11 sont situées en zone néritique externe, respectivement à 10 et 12 milles en-deçà du talus continental (voir carte fig. 1).

Les variations saisonnières et annuelles d'abondance (1) des Cladocères en ces trois stations, pour la période allant d'avril 1963 à août 1966) ont été décrites précédemment (FRONTIER, 1966; BINET et DESSIER, 1967). *Evadne tergestina* est souvent seule récoltée aux stations 4 et 11, seulement de novembre à avril et, en fait, irrégulièrement : sa présence marque l'apport d'eau côtière dessalée dans la partie supérieure de la couche d'eau néritique. A la station 3 les deux espèces sont présentes d'octobre ou novembre, à juin ou juillet; *Penilia* domine nettement à la fin de cette période.

Des récoltes à diverses profondeurs, répétées à des intervalles de temps variables pendant des durées de 24 à 48 heures, ont été effectuées aux trois stations. La station 3 a ainsi été occupée en janvier et juillet 1968, la station 4 en septembre 1968 et la station 11 en août 1966 et en février, avril et octobre 1967.

La comparaison des profils verticaux d'abondance observés aux différentes heures en une même station

(1) Pour la terminologie des phénomènes liés au temps en écologie, voir SOURNIA et FRONTIER, 1968.

montre de prime abord une grande irrégularité, ne permettant pas de déceler un phénomène de migration nycthémerale ni même une variation systématique d'abondance entre le jour et la nuit (1). Cette irrégularité est à mettre au compte de l'hétérogénéité de la répartition horizontale : les deux espèces sont fortement surdispersées. En dépit de cette variabilité, les valeurs moyennes, pour l'ensemble d'une série d'observations (2) des abondances aux différents niveaux, s'ordonnent suivant des profils moyens réguliers :

STATION 3. En janvier (période de stratification de l'eau nérétique) les profils des deux espèces sont inverses : *Evadne* se raréfie de la surface vers le fond, *Penilia* dans le sens opposé (fig. 3 a).

En juillet (période d'homogénéité) on n'observe pour les deux Cladocères qu'un maximum atténué vers 20 m (fig. 3 b). L'espèce nérétique externe *Pseudeuphausia latifrons*, qui était absente en janvier, montre ici un profil moyen sans variation significative avec la profondeur. Si l'on effectue, aux différentes heures d'observation, la moyenne des abondances aux diverses profondeurs, on constate un remplacement, au cours de la période étudiée, des Cladocères par l'Euphausiacé (fig. 3 f) : au cours du cycle nycthémeral, les masses d'eau se sont déplacées de telle sorte qu'un peuplement de type nérétique externe succède à un peuplement de type interne, la couche d'eau demeurant homogène dans le sens vertical.

STATION 11. En octobre (fig. 3 c) le seul Cladocère présent est *Evadne tergestina*. L'époque correspond au début du développement de la population, qui dépasse, dans la couche superficielle, la limite géographique de la zone nérétique interne dont elle est issue. La salinité est alors pratiquement constante de la surface au fond ; néanmoins l'abondance du Cladocère diminue dans ce sens. *Pseudeuphausia* montre un profil moyen inverse. Il y a superposition et mélange partiel des peuplements néritiques interne et externe.

En avril (fin de saison humide) les deux Cladocères et l'Euphausiacé sont présents et montrent un maxi-

mum d'abondance moyenne à 10 m pour *Evadne*, 20 m pour *Penilia* et 40 m pour *Pseudeuphausia* (fig. 3 d).

En février (pleine saison humide) la masse d'eau nérétique est très stratifiée, la salinité de la partie inférieure atteignant presque 35 ‰ — valeur caractéristique de l'eau du large. Les trois espèces montrent des profils verticaux moyens très analogues, avec maximum vers 10 m et raréfaction dans la couche inférieure (fig. 3 e). En d'autres termes les peuplements néritiques interne et externe paraissent mêlés (de façon hétérogène) dans les deux premiers tiers de la couche, et évitent le tiers inférieur.

Aucun Cladocère n'est observé à la station 11 en août ni à la station 4 en septembre.

En résumé, les profils verticaux obtenus en effectuant les moyennes sur 24 à 48 heures des abondances à diverses immersions, en des points diversement situés par rapport à la côte et par rapport à la limite des eaux du large, reflètent assez bien l'alternance saisonnière de l'influence côtière et de l'influence océanique sur le plateau continental. Ils précisent en outre les phénomènes de contact ayant lieu entre masses d'eau écologiquement différentes. En *saison sèche* les peuplements néritiques interne et externe se succèdent le long d'un gradient côte-océan ; la station 3 se situe à la limite des deux peuplements, et à ce niveau on peut observer, sur une période de l'ordre de 24 heures, des variations fortuites de la tendance « nérétique interne » ou « nérétique externe » (prédominance des Cladocères ou prédominance de l'Euphausiacé). A cette époque aucun Cladocère ne se rencontre aux stations plus rapprochées du telus continental. En *saison humide* l'Euphausiacé est absente de la station 3, et à la station 11 on constate la coexistence des deux groupes. Les espèces se répartissent en moyenne en ordre stratifié, si la stratification hydrologique n'est pas trop poussée ; par contre, elles semblent se réfugier indistinctement dans la partie supérieure de la couche d'eau lorsque, en février et mars, la circulation « estuaire » atteint son intensité maximale, entraînant dans les niveaux inférieurs un appel non négligeable

(1) WICKSTEAD (1963) trouve pour les eaux de Zanzibar, en un an d'observations, une différence systématique d'abondance de *Evadne tergestina* entre les récoltes de jour et celles de nuit ; il attribue cette variation à un rythme nycthémeral d'éclosion ou de prédation. *Penilia* ne montre aucun rythme.

Aucun auteur, à notre connaissance, ne prouve l'existence d'une migration nycthémerale de ces organismes. On signale par contre une stratification verticale, permanente en eau calme, extrêmement précise : DELLA CROCE (1969, 1962) décrit une « micro-distribution verticale » à l'échelle du décimètre, sur une épaisseur de 1 mètre.

(2) Il est rappelé que toutes les statistiques sont effectuées après transformation \log^2 sur les abondances (FRONTIER, 1969, 1971). Nous admettons que la dispersion des effectifs (N) par récolte, sur un domaine spatio-temporel petit par rapport à l'échelle d'observation des phénomènes étudiés, est telle que la distribution des quantités $\log^2_{10}(N+1)$ est normale, avec une variance stable de l'ordre de 0,7. On déduit de cette dernière valeur l'erreur standard au risque 5 %, égale à $1,96 \sigma/\sqrt{n}$, où n est le nombre d'observations ayant servi à calculer la moyenne.

d'eau du large (marqué par ailleurs par la présence d'espèces océaniques : *Stylocheiron* spp., *Pterosagitta draco*, *Limacina inflata*, etc.).

3. Cycle annuel des Cladocères en baie d'Ambaro.

Les observations que nous venons d'exposer proviennent d'échantillonnages réalisés suivant des périodicités relativement larges. Elles permettent d'esquisser des tendances écologiques générales; cependant, chaque profil spatial ou temporel obtenu est entaché d'une irrégularité considérable, reflet de la surdispersion des organismes.

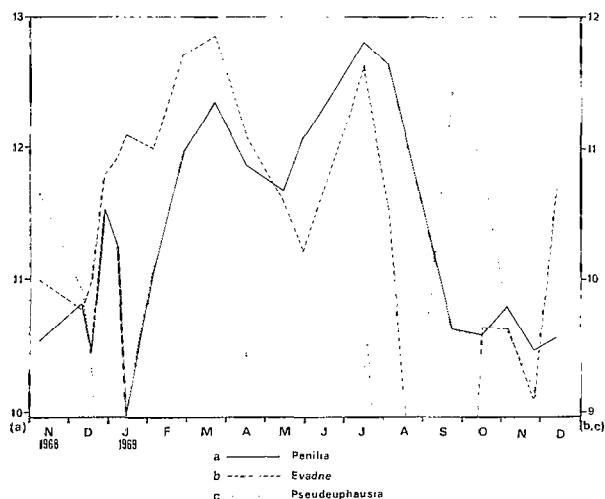


Fig. 4. — Cycle annuel d'abondance de *Penilia avirostris*, *Evadne tergestina* et *Pseudeuphausia latifrons* en baie d'Ambaro (1968-69) : estimations du nombre d'organismes pour l'ensemble de la baie aux différentes dates. Effectifs exprimés en \log_{10} .

Il a paru intéressant d'étudier pendant un an, au moyen d'un réseau d'observations plus serré, une surface marine restreinte. Les populations de Cladocères se développent essentiellement dans les baies : l'une d'entre elles, en l'occurrence la baie d'Ambaro, a été choisie pour être quadrillée vingt fois en un an suivant un réseau comprenant 44 stations distantes de 1 à 5 milles (1). Un trait oblique fond-surface était réalisé en chaque station, pendant

les heures de jour; le volume d'eau filtrée était de l'ordre de 10 m^3 ; la couverture complète exigeait une journée et demi.

Le but était double : — d'une part obtenir une cartographie de la répartition horizontale des différents organismes afin d'en obtenir une image qualitative, voir varier celle-ci au cours de l'année et tenter de la relier aux fluctuations ambiantes; d'autre part, obtenir pour chaque quadrillage, par une technique graphique exposée ailleurs (FRONTIER, 1972 et *sous presse*), une estimation des *quantités totales dans la baie* de chaque sorte d'organismes. Enfin, on a cherché à ordonner ces estimations de quantités totales suivant un cycle annuel se traduisant par des graphiques supposés *a priori* moins heurtés que ceux obtenus en des stations isolées, puisque chaque estimation intègre la micro-répartition horizontale. On aboutit pour les Cladocères aux résultats suivants (2).

Penilia avirostris (fig. 4 a et 5). Une période de faible abondance s'étend de septembre à novembre. Lui fait suite une période d'instabilité se prolongeant jusqu'en fin janvier; puis la population augmente jusqu'à un premier maximum en mars, suivi d'une chute d'intersaison et d'un second maximum, plus important que le premier, en juin-juillet. En septembre se produit un effondrement brutal, probablement lié à l'entrée d'eau extérieure dans la baie.

En ce qui concerne la répartition horizontale, on note tout d'abord un gradient côte-large assez général; toutefois, lors des maxima de décembre et de mars la densité la plus forte s'observe, non à proximité immédiate de la côte, mais à quelques milles des arrivées principales d'eau douce. De mai à août, les apports fluviaux étant taris, des essaims denses de *Penilia* se forment contre la côte : il a été dénombré jusqu'à 7500 individus par m^3 (en moyenne pour un trait oblique fond-surface), ce qui est de l'ordre des densités maximales signalées dans la littérature (voir DELLA CROCE, 1964, 1964/1965).

Evadne tergestina (fig. 4 b et 6). La population est pauvre de septembre à mi-décembre. Elle augmente très vite dès les premières pluies abondantes, jusqu'à un maximum important atteint en mars, auquel fait suite une diminution d'intersaison, puis un maximum secondaire en juin-juillet. L'effondrement de septembre est brutal, comme pour l'espèce précédente.

(1) Des études préalables avaient établi que le peuplement de cette baie était plus hétérogène dans la moitié est que dans la moitié ouest; nous en avons tenu compte, en fixant un réseau de stations plus dense dans la première que dans la seconde.

Ces quadrillages s'incluent dans un programme général d'étude de la baie, présenté dans une note antérieure (FRONTIER, 1971).

(2) Les résultats complets sont parus sous forme de document provisoire (FRONTIER, 1972).

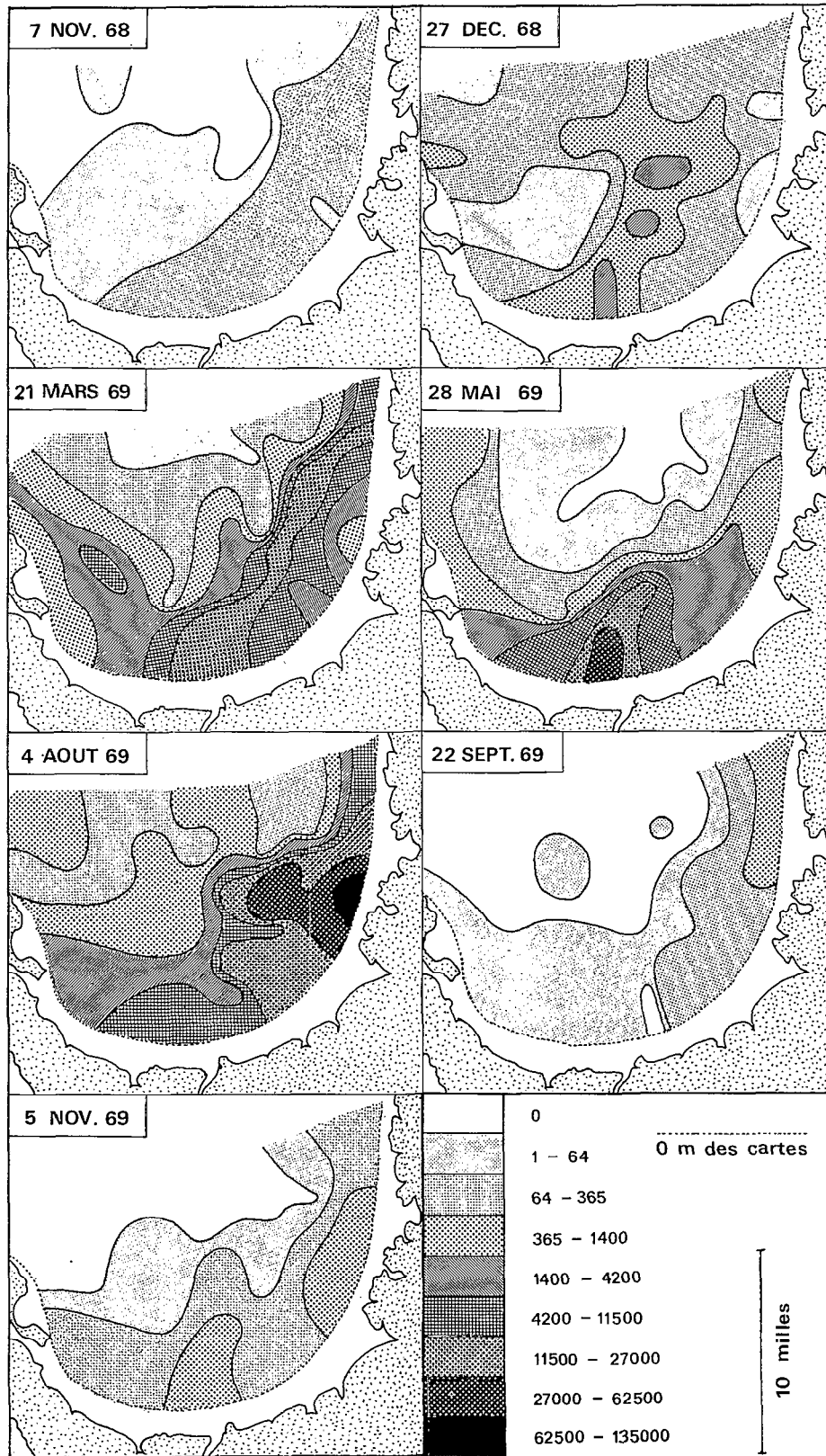


Fig. 5. — Répartition horizontale de *Penilia avirostris* en baie d'Ambaro à quelques date du cycle annuel 1968-1969.

Les caractères de la répartition horizontale à l'échelle de la baie sont moins nets que chez *Penilia*. On observe cependant :

(a) Un appauvrissement en direction de la côte au cours du maximum de saison humide. Il est malaisé de déterminer une salure minimale tolérée, d'autant que les comptages d'organismes intéressent la colonne d'eau complète, à une époque de stratification intense. Toutefois, la comparaison de la carte des abondances avec les cartes des salinités (PITON et MAGNIER, 1970) pour le quadrillage du 22 mars 1969 suggère une coïncidence entre l'isoplèthe « 64 individus par 10 m³ » d'une part, d'autre part les isohalines 32 ‰ en surface, 33 ‰ au fond. Enfin nous avons vu qu'à cette époque la population s'étend largement, en surface, au-delà de la zone des baies : on note ici l'abondance notable de l'espèce au niveau de la limite nord-ouest de la baie.

(b) Un appauvrissement en direction du large au cours du maximum de saison sèche, sans que le gradient d'abondance soit clairement lié à celui de la salinité. Ce dernier d'ailleurs ne se marque que par une sursalure de la zone la plus proche de la côte.

Des essais d'*Evadne* s'observent à quelques milles de la côte, tant en saison humide qu'en saison sèche, pendant les maxima d'abondance générale. Ils sont moins denses que les essais de *Penilia* : les densités locales observées lors de ce cycle annuel ne dépassent pas 300 individus par m³ en moyenne pour un trait fond-surface. Des essais plus denses ont toutefois été observés en d'autres années.

Comme précédemment, on peut comparer ces résultats avec ceux fournis par *Pseudeuphausia latifrons*. L'Euphausiacé n'atteint que sporadiquement les stations les plus externes du quadrillage, sauf entre septembre (où il envahit la moitié nord-ouest de la baie) et décembre. Cette répartition apparaît une fois de plus complémentaire de celle des deux Cladocères : l'espèce peut servir à indiquer l'entrée d'eau néritique externe dans les baies (fig. 4 c et 7).

4. Schéma de la répartition écologique des Cladocères dans la région de Nosy-Bé.

Les résultats précédents peuvent se résumer comme suit.

La presque totalité du peuplement en Cladocères de la région de Nosy-Bé est constituée par deux espèces : *Penilia avirostris* et *Evadne tergestina*. Toutes deux sont néritiques-internes, et présentent une période d'abondance allant de décembre à août, et une période de raréfaction de septembre à

début décembre. La période d'abondance comprend deux maxima, l'un de fin de saison humide, l'autre de début de saison sèche, séparés par une diminution d'intersaison. Les variations de densité de population entre l'une et l'autre des deux grandes périodes sont liées aux conditions hydroclimatiques et sont brutales : les populations se développent très rapidement dès les premières pluies importantes et subissent une chute catastrophique, dès qu'en septembre l'eau extérieure pénètre dans la zone des baies.

A l'intérieur de ce cadre les deux espèces de Cladocères manifestent un certain degré de vicariance. Pour *Evadne* le maximum principal se situe en mars, et le maximum de juillet est secondaire; la situation est inverse pour *Penilia*. Par ailleurs les répartitions horizontales indiquent que *Penilia* est plus littorale, et plus strictement néritique-interne, qu'*Evadne*. Enfin, des cycles nycthémeraux en période de stratification montrent qu'en moyenne la population de *Penilia* se tient dans des couches plus profondes, plus froides et plus salées que celle d'*Evadne*, cette dernière préférant les eaux de surface, chaudes et diluées. Cela permet de comprendre pourquoi la dérive de surface vers le large, liée à la circulation de type « estuaire » qui caractérise la saison humide, emporte à l'extérieur des baies la seconde espèce plus régulièrement que la première.

Penilia apparaît donc relativement plus halophile et psychrophile qu'*Evadne*, les deux espèces étant néanmoins, à une échelle géographique plus vaste, indicatrices d'eau diluée. Cependant, au maximum de saison humide, *Evadne* disparaît presque complètement au voisinage immédiat de la côte, où règne une dessalure excessive, alors que *Penilia* y est encore abondamment représentée. Le déterminisme de la répartition des deux Cladocères apparaît donc complexe.

Il n'a malheureusement pas été possible d'étudier simultanément le phytoplancton, de sorte que la liaison entre le phyto et le zooplancton ne peut être décrite dans le cadre de ce programme. On sait que les deux espèces de Cladocères sont phytophages (*Evadne* moins strictement que *Penilia*), et que le nombre annuel de générations est élevé. Il est probable que les fluctuations quantitatives des populations de Cladocères suivent de très près celles du phytoplancton. Un phénomène semble le confirmer : la rapidité de la réponse de la population à l'eutrophisation du milieu lors des pluies de décembre, cette réponse passant obligatoirement par l'intermédiaire de celle du phytoplancton. Cette réponse quasi-immédiate aux premières pluies caractérise en fait l'ensemble du zooplancton de cette époque (PETIT et FRONTIER, 1971; FRONTIER, 1972; LE RESTE, *sous presse*).

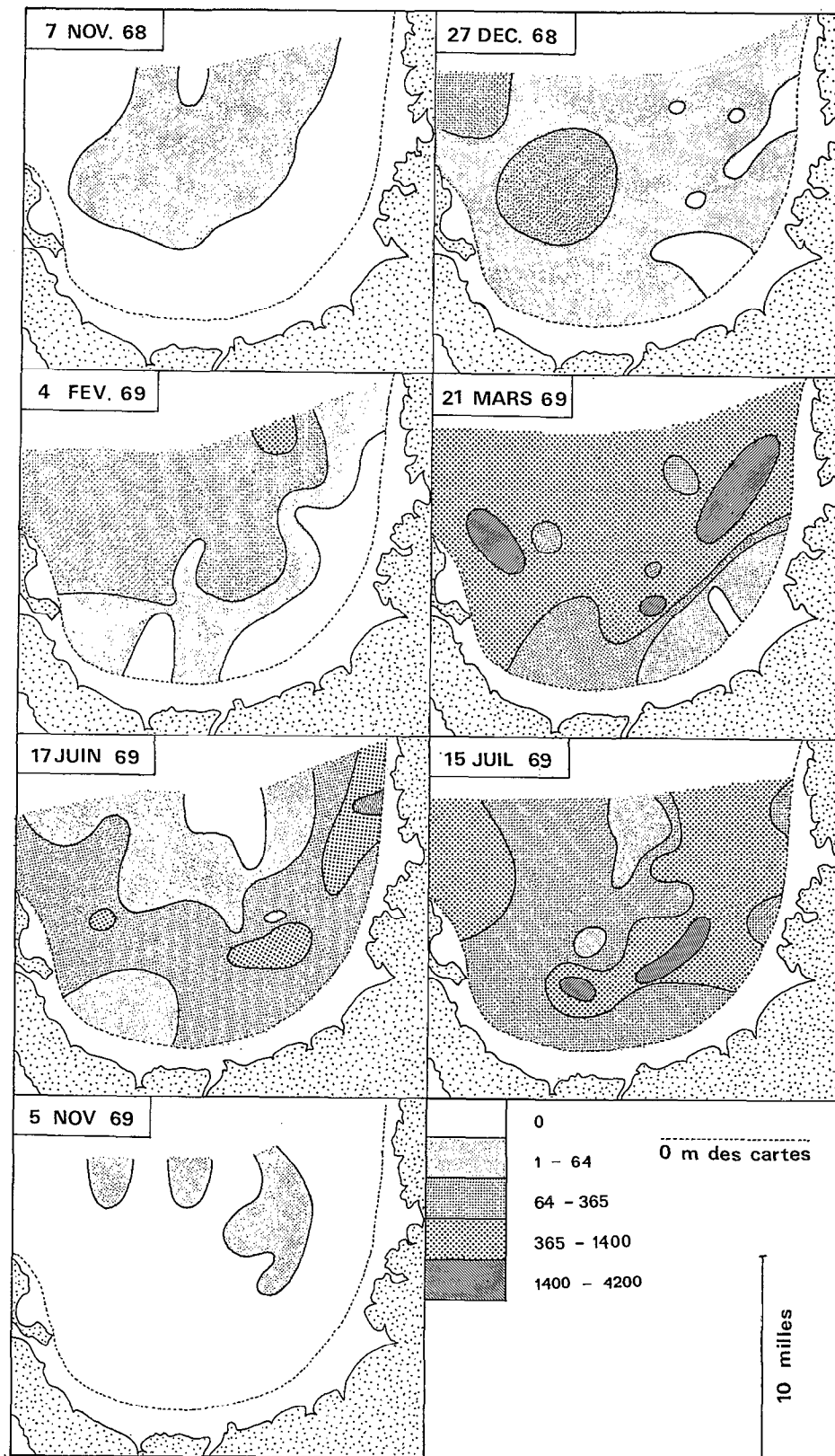


Fig. 6. — Répartition horizontale d'*Evadne tergestina* en baie d'Ambaro à quelques dates du cycle annuel 1968-1969.

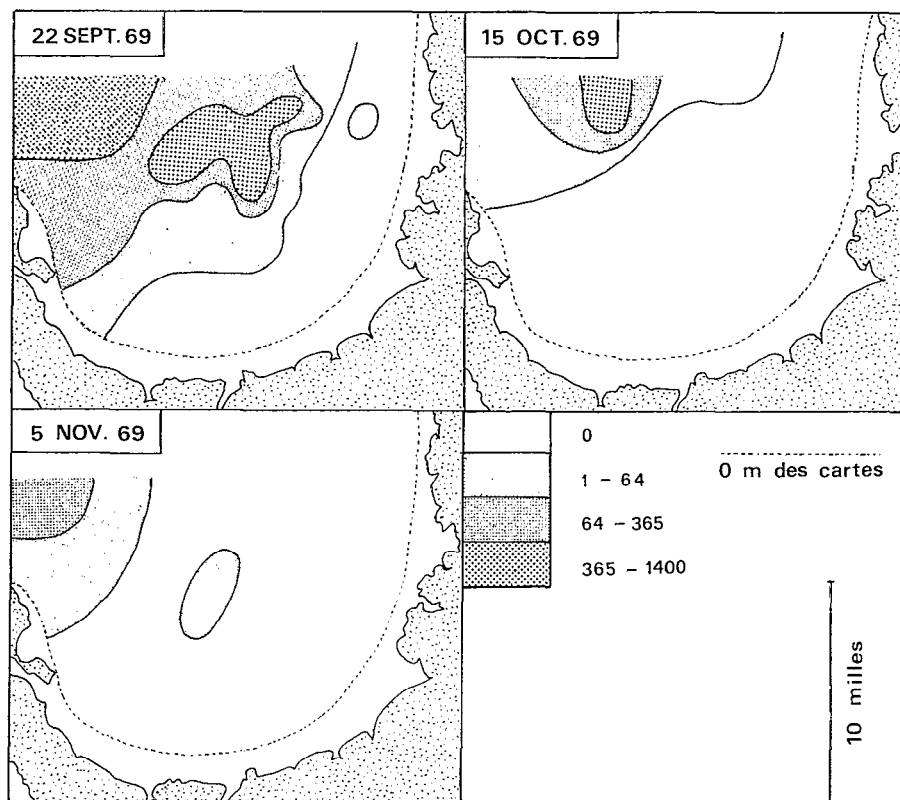


Fig. 7. — Répartition horizontale de *Pseudeuphausia latifrons* en baie d'Ambaro à quelques dates du cycle annuel 1968-1969.

Pendant la première partie de la saison humide on constate, dans la zone la plus proche de la côte, des déséquilibres biologiques se caractérisant par l'apparition de blooms phytoplanctoniques fugaces (voir par exemple ANGOT, 1965). Ces blooms épuisent sans doute trop rapidement le milieu, et disparaissent. Ce déséquilibre semble se répercuter sur la population de *Penilia*, qui commence par être très instable. *Evadne* semble moins ressentir ce déséquilibre : rappelons, à ce propos, que cette espèce évite, en saison des pluies, la proximité immédiate de la côte; d'autre part n'étant pas exclusivement phytophage, elle dépend peut-être moins immédiatement des variations quantitatives du phytoplancton.

Ultérieurement la régularisation des apports fluviaux permet au milieu marin proche de côte de se stabiliser. Le maximum de février-mars affectant les populations des deux espèces étudiées correspond au maximum de productivité primaire pour l'ensemble de la région (ANGOT, 1964, 1965; SOURNIA, 1968).

Quant à l'explication du minimum d'intersaison, et du second maximum, elle est encore incertaine.

BAINBRIDGE (1960) observe le phénomène du double maximum de Cladocères sur le plateau continental de la Sierra Leone (9° N), et WICKSTEAD (1961, 1963) observe le même phénomène à Singapour (1° N) alors qu'il ne constate qu'un seul maximum annuel à Zanzibar (5° S); ce dernier auteur propose dans sa publication de 1963 une théorie séduisante pour expliquer le double maximum, lorsqu'il a lieu. En raison de la rapidité de la multiplication, la population de Cladocères croît très vite dès que sont réunies les conditions ambiantes favorables. Une population en expansion rapide ne peut se maintenir plus de trois mois en raison de divers facteurs limitants, au nombre desquels il faut compter la surconsommation de l'oxygène. La population de Cladocères atteint donc vite un climax caractérisé par la « dégénérescence » des femelles parthénogénétiques, qui donnent naissance à un nombre de plus en plus faible de jeunes, puis par l'apparition d'une reproduction sexuée. Les femelles à reproduction sexuée meurent en libérant leurs œufs durables. Il résulte de ces phénomènes une diminution de la population, et une accumulation d'œufs durables

contre le fond. Ceux-ci attendront, pour éclore, l'apparition de conditions favorables en tête desquelles WICKSTEAD place la température de l'eau du fond. Un deuxième maximum de population peut alors se produire avant l'arrivée des conditions saisonnières défavorables à l'espèce : tel est le cas dans les eaux de Singapour, où une légère remontée de la température de l'eau en septembre-octobre paraît concomitante d'un des maxima de Cladocères. A Zanzibar on n'observe qu'un maximum de température, et un maximum d'abondance des Cladocères. Par contre, au large de Freetown, BAINBRIDGE observe deux maxima de la population de Cladocères, apparemment sans rapport avec les faibles fluctuations thermiques du milieu. D'autre part les mesures de température près du fond lors des quadrillages de la baie d'Ambaro (PITON *et al.*, 1969; MAGNIER *et al.*, 1970) n'évoquent en rien un changement significatif au moment du maximum d'abondance de juin-juillet, et certainement pas un réchauffement jusqu'à la valeur de 28 °C avancée par WICKSTEAD en tant que seuil thermique pour l'éclosion des œufs durables.

Des changements physico-chimiques se produisent cependant dans le milieu à peu près à l'époque du second maximum de Cladocères. Ils sont liés à la cessation de la circulation de type « estuaire » à la fin de la saison humide, et à l'homogénéisation de la couche d'eau néritique. Cette homogénéisation est progressive depuis le niveau du talus continental (où elle débute en avril ou mai) jusqu'au voisinage de la côte. Ainsi que l'ont montré PITON et MAGNIER (1971), les « poches » d'eau appauvrie en oxygène, et enrichie en matières organiques dissoutes et sels nutritifs, qui s'étaient formées contre le fond au cours de la saison humide, peuvent alors diffuser dans l'ensemble de la couche, provoquant l'apparition d'un maximum secondaire de production primaire (PITON et MAGNIER, 1972), puis secondaire (augmentation de la biomasse zooplanctonique : PETIT et FRONTIER, 1971).

Il est possible que le changement de composition chimique de l'eau de fond vers le mois de juin dans les baies, et en particulier l'augmentation du taux d'oxygène pour autant que les œufs durables puissent être sensibles à la teneur du milieu en oxygène, induise des éclosions massives de ces derniers. Il est possible également que le second maximum de Cladocères soit simplement un reflet du maximum secondaire phytoplanctonique, ce maximum agissant, soit en tant qu'apport alimentaire renouvelé, soit en tant que source d'oxygène. Il ne semble pas qu'à l'époque considérée la teneur moyenne en oxygène des couches de surface augmente; toutefois le phénomène pourrait se produire à un niveau très local : la littérature signale, en effet la coïncidence entre

l'abondance locale des Cladocères et la présence d'essaims de grosses diatomées, relation qui pourrait ne pas être simplement trophique.

5. Conclusion.

Penilia avirostris est un filtreur. Si l'on retient l'ordre de grandeur de 100 millilitres filtrés par jour et par individu (PAVLOVA, 1959), un essaim de 7500 individus par mètre cube représente une capacité de filtration de 0,75 m³ par mètre cube et par jour. Pour l'ensemble de la baie, au moment des maxima de mars et de juin, la population de *Penilia* filtre d'après les chiffres de 1969 respectivement 24 et 69 litres par mètre cube et par jour.

Par ailleurs DELLA GROCE (1964), WICKSTEAD (1963) mettent l'accent sur l'importance de cette espèce en tant que zooplancton alimentaire pour un grand nombre d'organismes, au nombre desquels il faut compter les larves de Crustacés (en particulier les larves de crevettes Penaeidae) et les poissons planctonivores (Engraulidae, Clupeidae, etc.), espèces d'importance économique dans la région objet de notre étude. Si l'on manque de données précises concernant la biologie d'*Evadne*, dont l'alimentation semble plus éclectique que celle de *Penilia*, on peut cependant considérer que les Cladocères dans leur ensemble constituent un maillon fondamental des chaînes alimentaires dans les baies.

L'abondance des populations de Cladocères semble être une caractéristique du peuplement planctonique du plateau continental dans les régions tropicales. Elle est signalée dans les régions de Singapour et de Zanzibar (WICKSTEAD, 1961, 1963), le long des côtes de l'Inde (GEORGE, 1953, RAJAGOPAL, 1962), de la Sierra Leone (BAINBRIDGE, 1960), du Vénézuéla (LEGARÉ, 1961), dans le lagon de la Grande Barrière australienne (RUSSELL et COLMAN, 1934) dans le golfe de Californie (MANRIQUE, 1971). Les espèces *Penilia avirostris* et *Evadne tergestina* sont presque toujours associées, avec quelques différences écologiques. Les populations subissent des variations d'abondance extrêmement importantes, liées aux conditions hydroclimatiques saisonnières. Le maximum d'abondance est double en certaines régions à l'exclusion des autres. La répartition est limitée au voisinage des côtes — les estuaires et les abords immédiats des arrivées d'eau douce étant toutefois évités, et semble coïncider avec la présence de zones productivement riches. Il est extrêmement probable que le groupe contribue pour une part importante à la production secondaire globale de ces zones.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 19 février 1973.

BIBLIOGRAPHIE

- ANGOT (M.), 1964. — Production primaire de la région de Nosy-Bé. Août à novembre 1963. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.*, **2** (4) : 27-54.
- ANGOT (M.), 1964. — Phytoplancton et production primaire de la région de Nosy-Bé. Décembre 1963 à mars 1964. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.* **2** (4) : 99-126.
- ANGOT (M.), 1965. — Le phytoplancton de surface pendant l'année 1964 dans la baie d'Ambaro près de Nosy-Bé. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.*, **3** (4) : 5-18.
- BAINBRIDGE (V.), 1960. — The plankton of inshore waters off Freetown, Sierra Leone. *Fish. Publ. Colon. Office*, **13**, 48 p.
- BINET (D.) et DESSIER (A.), 1967. — Contribution à l'étude du zooplancton et plus particulièrement des Copépodes de la région de Nosy-Bé. Rapport de stage. *Documents du Centre O.R.S.T.O.M. de Pointe-Noire*, n° **362** S. R., multigr. 52 p.
- DELLA GROCE (N.) et SERTORIO (T.), 1959. — Microdistribuzione dello zooplankton. *Bol. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*, **29** : 1-28.
- DELLA GROCE (N.), 1962. — Aspects of Microdistribution of Zooplankton. *Rapp. et Procès-verbaux Cons. Int. Explor. Mer*, **153** : 149-151.
- DELLA GROCE (N.), 1964. — Distribuzione e biologia del Cladocero marine *Penilia avirostris* Dana. *Bul. Inst. océanogr.*, **62** (1301), 16 p. et 1 carte.
- DELLA GROCE (N.) et BETTANIN (S.), 1964/1965. — Osservazioni sul ciclo biologico di *Penilia avirostris* Dana del golfo di Napoli. *Bul. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*, **33** (201) : 51-68.
- DONGUY (J. R.) et PITON (B.), 1969. — Aperçu des conditions hydrologiques de la partie nord du Canal de Mozambique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.*, **7** (2) : 3-26.
- FRONTIER (S.), 1966. — Zooplancton de la région de Nosy-Bé. 1. Programme des récoltes et techniques d'étude. 2. Plancton de surface aux stations 5 et 10. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.*, **4** (3) : 3-37.
- FRONTIER (S.), 1969. — Sur une méthode d'analyse faunistique rapide du zooplancton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **3** (1) : 18-26.
- FRONTIER (S.), 1970. — Zooplancton de la région de Nosy-Bé. 4. Plancton de surface aux stations 3, 4 et 11. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.*, **8** (2) : 3-17.
- FRONTIER (S.), 1971. — Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale. 5. Étude statistique de la microdispersion. *Doc. scient. Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé*, **24** : 55-95, 12 pl., multigr.
- FRONTIER (S.), 1971. — Présentation de l'étude d'une baie eutrophique tropicale : la baie d'Ambaro (côte nord-ouest de Madagascar). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.*, **9** (2) : 147-148.
- FRONTIER (S.), 1972. — Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale. 6. Répartition spatiale annuelle de quelques taxons. Première partie : Cladocères, Euphausiacés et Mollusques. *Doc. scient. Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé*, **28**, multigr., 12 p., 51 pl.
- 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.
- LEGARÉ (J.E.H.), 1961. — Estudios preliminares del zooplancton en la region de Cariaco. *Bol. Inst. oceanogr. Univ. Orientale*, **1** : 191-218.
- LE RESTE (L.), sous presse. — Zones de ponte et nurseries de la crevette *Penaeus indicus* H. Milne-Edwards le long de la côte nord-ouest de Madagascar. Étude de la répartition spatiale et temporelle des larves et jeunes postlarves en baie d'Ambaro. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.*
- MAGNIER (Y.), PITON (B.), TERAY (A.), AH KAM (D.), 1970. — Résultats des observations physico-chimiques en baies d'Ambaro et d'Ampasindava de juin 1969 à février 1970. *Doc. scient. Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé*, **17**, multigr. 66 p.
- MANRIQUE (F. A.), 1971. — *Penilia avirostris* Dana signalée de nouveau dans le Pacifique américain. *Crustaceana* **21** (1) : 110-111.
- PAVLOVA (E. V.), 1971. — « Alimentation du Cladocère *Penilia avirostris* » (en russe). *Trudy Sta. biol. Sebastopoli*, **11** : 63-71.
- PETIT (D.) et FRONTIER (S.), 1971. — Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale. 4. Cycle annuel des poids secs. *Doc. scient. Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé*, **24** : 39-54, 8 pl., multigr.
- PITON (B.), PRIVÉ (M.), TERAY (A.), 1969. — Résultats des observations physico-chimiques en baie d'Ambaro de janvier 1968 à juin 1969. *Doc. scient. Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé*, **5**, multigr. 55 p.
- PITON (B.) et MAGNIER (Y.), 1970. — Distributions horizontales et verticales de quelques propriétés physiques et chimiques en baie d'Ambaro. *Doc. scient. Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé*, **19**, multigr. 29 p.
- PITON (B.) et MAGNIER (Y.), 1971. — Les régimes hydrologiques de la baie d'Ambaro (nord-ouest de Madagascar). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.*, **9** (2) : 43-60.

- 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.
- RAJAGOPAL (P. K.), 1962. — Notes on the occurrence of Cladocera in the Madras coastal waters. *Curr. Sci. (India)*, **31** (11) : 467-468.
- RUSSELL (F. S.) et COLMAN (J. S.), 1934. — The Zooplankton. IV) The composition of the zooplankton of the Great Barrier Reef lagoon. *Rep. Gr. Barr. Reef Exped.*, **2** : 159-176.
- SOURNIA (A.), 1968. — Variations saisonnières et nycthé-
mérales du phytoplancton marin et de la production
primaire dans une baie tropicale à Nosy-Bé (Madagascar). *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* **53** (1) : 1-76.
- SOURNIA (A.) et FRONTIER (S.), 1968. — Terminologie des phénomènes liés au temps en écologie. *Bul. Mus. Hist. Nat.*, **39** (5) : 1001-1002.
- WICKSTEAD (J. H.), 1961. — A quantitative and qualitative study of some indo-west pacific plankton. *Fish. Publ. Colon. Office*, **16**, 200 p.
- WICKSTEAD (J. H.), 1963. — The Cladoceran of the Zanzibar area on the Indian Ocean, with a note on the comparative catches of two plankton nets. *East Afr. Agr. Forestry J.*, **29** (2) : 164-172, et *Coll. Repr. I.I.O.E.* **3** (140) : 94-102.