

## ZOOPLANCTON DE LA RÉGION DE NOSY-BÉ

### VII) PTÉROPODES, HÉTÉROPODES — DEUXIÈME PARTIE : ESPÈCES NÉRITIQUES-EXTERNES ET OCÉANIQUES TOLÉRANTES

SERGE FRONTIER

Océanographe biologiste de l'O.R.S.T.O.M. Centre O.R.S.T.O.M., B.P. 68, Nosy-Bé, Madagascar, et Station Zoologique, 06230 Villefranche-sur-Mer, France.

#### RÉSUMÉ

Outre les espèces holonéritiques mentionnées dans la première partie de l'article, la partie externe du plateau continental abrite deux formes strictement néritique-externes : *Cavolinia longirostris longirostris* et *Clionina longicaudata*, et de nombreuses espèces d'origine océanique, tolérant à un degré variable les conditions néritiques. Parmi ces dernières *Limacina inflata* tient une place particulière car ses stades jeunes montrent une tolérance remarquable à ces conditions, et l'espèce est présente toute l'année sur le tiers extérieur du plateau ; en saison humide, la circulation « estuaire » qui prend naissance dans les baies entraîne, par son contre-courant profond, une partie de la population présente en zone néritique externe jusque très près de la côte. Les autres espèces sont plus sensibles au changement de milieu ; on les rencontre en saison humide sur la frange externe du plateau continental, et en saison sèche, lorsque la couche d'eau néritique devient homogène, jusqu'en son milieu. Elles marquent ainsi les phénomènes de diffusion entre l'eau océanique et l'eau néritique, à une époque où l'étude hydrologique ne rencontre que des conditions homogènes depuis le talus jusqu'au voisinage de la côte.

Le peuplement du proche large se caractérise par une succession de périodes d'abondance et de périodes de rareté des végètes (principalement *Limacina inflata* et *Atlantidae*), selon un rythme indépendant du rythme saisonnier. L'explication du phénomène n'a pas été découverte ; elle se situe sans doute dans l'écologie dynamique des masses d'eau en mouvement dans le nord du Canal de Mozambique.

#### ABSTRACT

Besides the holoneritic species mentioned in the first part of the article, the external part of the continental plateaux shelters two strictly external neritic forms : *Cavolinia longirostris* and *Clionina longicaudata* and numerous species of oceanic origin, bearing the neritic conditions to a variable degree. Among the latter species, *Limacina inflata* holds a particular place, for its young show a remarkable tolerance to these conditions and the species is present all year round on the exterior third of the continental shelf. In the wet season the "estuary" circulation which originates in the bays sweeps away, thanks to its deep counter current, a part of the population present in the external neritic zone down to the very vicinity of the coast. The others species are more sensitive to the change in environment. They are to be found in the wet season on the external fringe of the continental shelf and in the dry season, when the neritic layer becomes homogeneous, as far as its center. Thus, they show the diffusion phenomena between the ocean water and the neritic water at a time when the hydrologic study only comes upon homogeneous conditions from the slope down to the vicinity of the coast.

*The settlement of the nearly open sea is characterized by a succession of periods of abundance and of periods of scarcity of veligerous (chiefly Limacina inflata and Atlantidae), according to a rhythm independent of the seasonal rhythm. The explanation of the phenomena has not been discovered. It is probably to be found in the dynamic ecology of the water masses flowing in the north of the Mozambique Channel.*

La faune néritique-externe comprend trois ensembles d'espèces :

1° Des espèces peuplant également la zone néritique-interne. Nous les avons examinées dans un précédent article (FRONTIER, 1973 c) : *Creseis acicula* RANG est extrêmement abondante sur tout le plateau continental, particulièrement dans les baies, où la reproduction est la plus intense; elle se rencontre également au large, en plus petit nombre; *Creseis chierchiai* BOAS est holonéritique mais se trouve, en saison sèche, lorsque ses populations atteignent leur développement maximum, refoulée à l'intérieur des baies; *Atlanta gaudichaudi* SOULEYET s'étend de la côte au large, sans variations d'abondance très marquées dans le temps ni dans l'espace.

2° Des espèces strictement néritiques-externes, c'est à dire rencontrées presque exclusivement entre le talus continental et la limite extérieure des baies. Deux Ptéropodes seulement répondent à cette définition : *Cavolinia longirostris longirostris* (Lesueur) et *Clionina longicaudata* (Souleyet).

3° Des espèces en provenance du large, manifestant une tolérance plus ou moins grande vis-à-vis des conditions néritiques, et constituant des indicateurs de diffusion de l'eau océanique au-dessus du plateau continental. Ces espèces sont nombreuses, mais ne comprennent pas la totalité des formes rencontrées au-delà du talus continental.

Nous étudierons ici la répartition des espèces des groupes 2 et 3, en suivant l'ordre zoologique.

#### A. LIMACINIDAE

Les Limacinidae sont représentés dans la région étudiée par quatre espèces, d'importances très dissemblables. À titre indicatif, 500 récoltes planctoniques au voisinage de la surface, au-dessus du plateau continental et jusqu'à 20 milles au large du talus, ont donné les effectifs suivants :

|                               |       |
|-------------------------------|-------|
| <i>Limacina inflata</i> ..... | 55000 |
| <i>L. trochiformis</i> .....  | 11000 |
| <i>L. bulimoides</i> .....    | 416   |
| <i>L. lesueuri</i> .....      | 48    |

1. **Limacina inflata (d'Orbigny)** semble être parmi les formes océaniques, la plus tolérante aux conditions néritiques : très abondante au large du talus, on la trouve couramment et toute l'année sur l'ensemble du plateau continental, toutefois essentiellement en zone néritique-externe. La fréquence des captures a permis l'établissement d'un schéma cohérent de son statut écologique.

1.1. CYCLE ANNUEL EN DIVERSES STATIONS NÉRITIQUES ET PROCHES-OCÉANIQUES. Une année d'observations mensuelles (avril 1963 à mars 1964) a été réalisée aux stations 3 à 10 (1), suivie de deux années de récoltes aux stations 3, 4 et 5 (jusqu'en août 1964), puis 3, 11 et 12. Nous représentons à la figure 1 les effectifs moyens par récolte (2) aux stations du premier cycle annuel. L'interprétation du graphique donne lieu à plusieurs constatations.

Nous avons dénombré séparément les véligères, les « jeunes » et les « adultes ». La limite entre « jeunes » et « adultes » a été prise, arbitrairement, à l'apparition de l'épaississement sagittal de la coquille. Le comportement aux trois stades de développement n'est pas le même. Par ailleurs, on constate une grande différence entre les profils obtenus dans la partie nord (stations 3, 4, 5, 6) et dans la partie sud (7, 8, 9, 10) de l'aire prospectée. La plus grande partie du trajet nord était effectué de nuit, alors que le trajet sud l'était de jour (la station 6 étant occupée à l'aube). Il s'ensuit qu'on ne peut distinguer *a priori*, dans une variation, ce qui revient à l'alternance jour/nuit ou à la différence de localisation; toutefois des observations postérieures à ce cycle annuel permettent de conclure à la prédominance du premier facteur. Nous verrons en effet qu'une migration verticale nyctémérale de forte amplitude s'observe aux stations situées au large du talus, affectant les adultes et jeunes, à l'exclusion des

(1) Récoltes horizontales à 2 et 10 m d'immersion, traits verticaux fond-surface sur le plateau, 100-50 m et 50 m — surface à partir du talus. La carte des stations a été donnée précédemment (FRONTIER, 1973/c).

(2) Rappelons que toutes les statistiques sont effectuées après transformation « log<sup>2</sup> » sur les effectifs dénombrés.

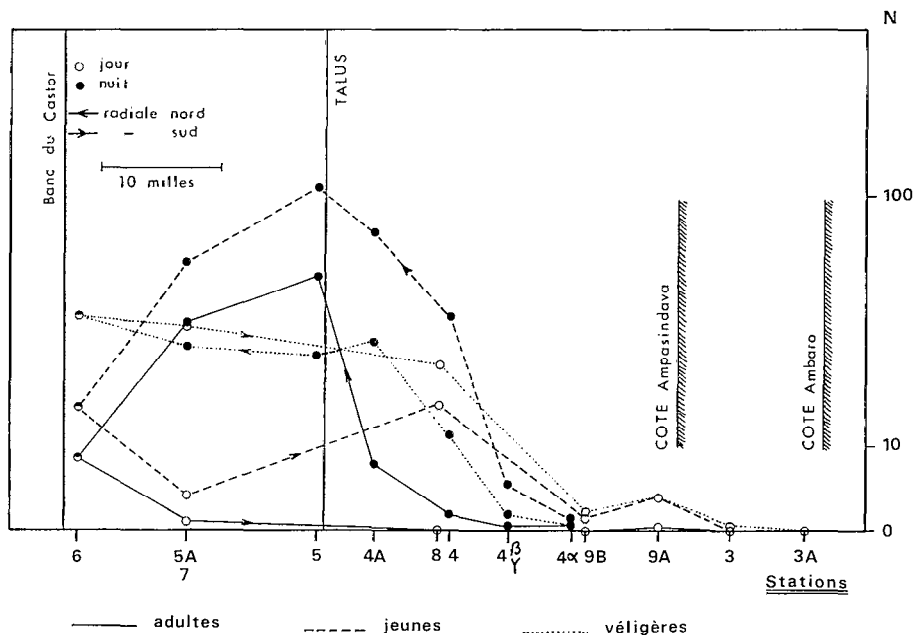


Fig. 1. — Variations d'abondance de *Limacina inflata* entre la côte et l'océan : moyennes pour la période d'avril 1963 à mars 1964. Les stations sont disposées le long d'un même axe en fonction de leur distance au talus continental (N = effectif moyen par récolte - traits de 5 minutes à 2 et 10 m d'immersion au filet « Trégouboff » ; échelle « log<sup>2</sup> »).

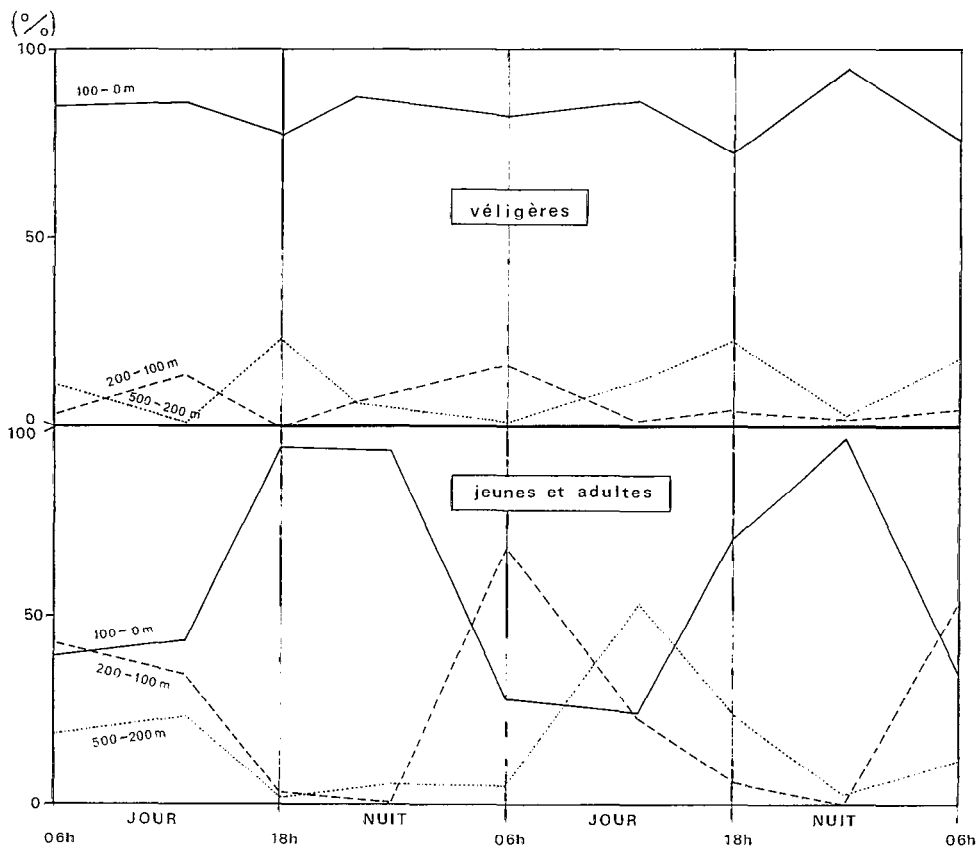


Fig. 2. — Pourcentage des *Limacina inflata* dans trois portions de la colonne d'eau 500 m - surface, à différentes heures au cours de 48 heures, en un point fixe (large de Sakatia, par fond de 700 m).

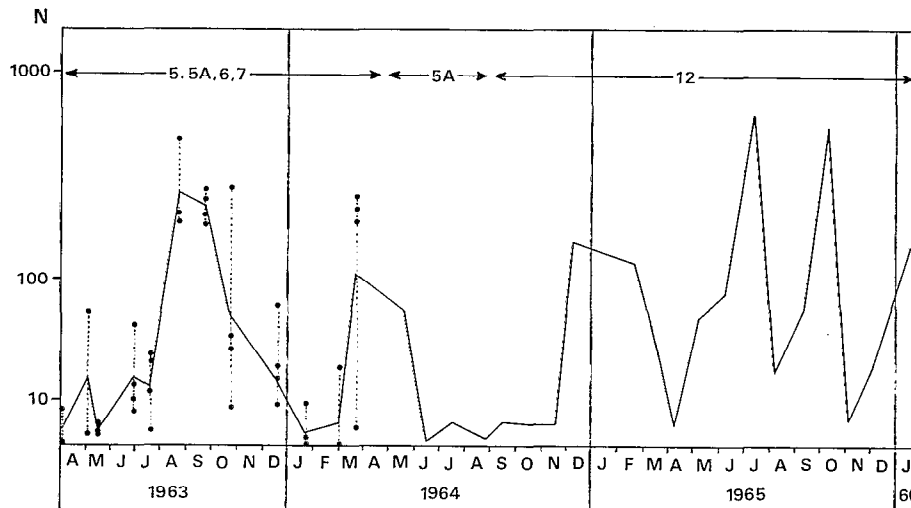


Fig. 3. — Variations d'abondance des végigères de *Limacina inflata* aux stations du proche large, entre avril 1963 et janvier 1966 (N : même définition que pour la figure 1).

végigères qui restent au voisinage de la surface; d'autre part, aucune différence systématique n'a été constatée entre les peuplements de la partie nord et de la partie sud de la zone étudiée (du moins, lorsqu'on exclut les baies intérieures).

Le maximum d'abondance moyenne des récoltes de surface est constaté au milieu de la nuit (station 5). La migration en profondeur se constate dès l'aube (station 6), et vers midi quelques individus seulement sont capturés (station 7).

Une partie de la population se laisse transporter sur la partie la plus externe du plateau continental, à un degré variant avec le stade de développement : les adultes se raréfient très vite et ne sont plus que sporadiques à la station 4 (station néritique-externe typique), alors que les jeunes et les végigères semblent supporter beaucoup mieux le milieu néritique, et ne se raréfient que vers le milieu du plateau continental. Le comportement nyctéméral semble perturbé lors de cette pénétration : en effet l'abondance est du même ordre de grandeur le jour et la nuit à des stations comparables du point de vue de leur éloignement du talus (il s'agit toujours de récoltes de surface); nous confirmerons ce point.

La diminution d'abondance à 2 ou 3 milles du talus pour les adultes, à environ 15 milles pour les formes jeunes, est brutale. Néanmoins des individus à tous les stades se rencontrent, sporadiquement, jusque très près des côtes. Aucune tendance de type saisonnier n'apparaît nettement à la suite de cette première série de récoltes.

1.2. PHÉNOMÈNES CONSTATÉS AU LARGE. Outre les observations précédentes, une station du talus

continental (station 13  $\alpha$ , au large de la station 8) a été occupée 8 fois entre février 1967 et janvier 1968, une station située à 60 milles à l'est de Nosy-Bé (station 13; fond : 2800 m) 16 fois entre juin 1966 et avril 1968; enfin un trajet nord-sud d'une dizaine de stations le long du talus continental a été réalisé en mars, août et octobre 1968. En chaque station, était effectuée une série de récoltes verticales au filet « Discovery », étagées entre le voisinage du fond et la surface. Les trajets de mars et d'octobre ont été complétés par une série de récoltes toutes les 6 heures, pendant 48 heures, en un point fixe au large de Nosy Sakatia par fond de 700 m.

Ces observations permettent de conclure, au sujet de *Limacina inflata*, à l'existence de migrations verticales nyctémérales de forte amplitude affectant les stades post-végigères, au-dessus du talus; à l'existence d'une hétérogénéité importante de la répartition horizontale à l'échelle de la zone prospectée; enfin à l'absence de variations proprement saisonnières.

*Migrations verticales.* La migration verticale de *Limacina inflata* a déjà été signalée (voir, par exemple, WORMELLE, 1962). Nos observations lors du point fixe de mars 1968 sont représentées figure 2, sous forme des pourcentages d'individus dans les colonnes d'eau 500-200 m, 200-100 m et 100 m — surface. La presque totalité des formes post-larvaires se trouve dans les 100 premiers mètres la nuit. La descente en profondeur semble se situer avant l'aube, et la remontée avant le crépuscule, mais l'intervalle de temps entre deux séries d'observations n'a pas permis de localiser précisément ces deux phénomènes. A 06 h le maximum de la popu-

lation se trouve dans la couche 100-200 m, et à midi entre 500 et 200 m.

Au contraire, 80 à 90 % des végigères se rencontrent en permanence dans la couche 0-100 m. Ces résultats confirment l'interprétation que nous avons donnée du profil moyen le long des stations du premier cycle annuel.

Le point fixe d'octobre fournit des résultats similaires, quoique moins nets en raison de la plus faible abondance générale de l'espèce.

*Variations horizontales d'abondance.* Les masses d'eau rencontrées dans nos stations du proche large participent à un mouvement anticyclonique intéressant le nord du Canal de Mozambique (DONGUY et PIRON, 1969). Il semble qu'il faille attribuer les variations d'abondance observées dans nos prélèvements mensuels au large du talus, à une irrégularité de la répartition de l'espèce à l'intérieur des masses d'eau en mouvement. Les trajets effectués le long du talus continental rencontrent des densités variant de 1 à 20, l'augmentation étant progressive du nord au sud ou du sud au nord, fortuitement.

Les variations d'abondance sont les plus significatives pour les végigères. La figure 3 fait nettement apparaître, au cours de la période 1963-65, des alternances d'abondance et de rareté ne suivant pas un rythme annuel. Aucune corrélation n'a pu être établie avec les variations, d'ailleurs très limitées, des conditions hydrologiques, ni avec celles du phytoplancton. Le déterminisme de ces fluctuations d'abondance reste donc obscur. Nous avons porté sur la figure 3 les abondances rencontrées aux diverses stations lors du premier cycle annuel, ce qui permet d'apprécier la variabilité à petite échelle spatiale (à noter que les effectifs obtenus à la station 7 occupée vers midi, sont toujours très faibles). Cette variabilité est importante, mais n'affecte pas la périodicité de l'ordre de 7 à 8 mois qui semble caractériser l'apparition des larves.

Des variations similaires apparaissent aux stations 13 et 13  $\alpha$  au long des périodes étudiées. Les moyennes annuelles pour l'ensemble des stades, sur une colonne d'eau 300 m — surface (récoltes au « Discovery ») sont de 42 individus à la station 13 et 44,5 à la 13  $\alpha$  : on peut donc considérer que c'est la population du large qui atteint le talus continental.

Dépouillant les récoltes de l'Expédition Internationale de l'Océan Indien, SAKTHIVEL (1971) décrit la répartition de *Limacina inflata* comme liée à l'enrichissement du milieu marin, avec notamment un important maximum dans la zone d'influence de l'upwelling des Somalis, et un maximum intéres-

sant le nord du Canal de Mozambique, correspondant à nos populations. L'auteur signale une augmentation considérable d'abondance moyenne en juillet-août; cette augmentation est en rapport évident avec l'intensification de l'upwelling des Somalis pendant la mousson de sud-ouest, mais n'intéresse pas la région du Canal de Mozambique.

1.3. PÉNÉTRATION SUR LE PLATEAU CONTINENTAL. Cette pénétration, manifeste sur la figure 1, est également illustrée par une radiale effectuée entre le fond de la baie d'Ambaro et le talus continental au large des Mitsio, à cinq époques différentes (1). Elle a lieu toute l'année, avec un maximum d'intensité en saison sèche et début de saison humide c'est-à-dire entre juin et décembre (fig. 4).

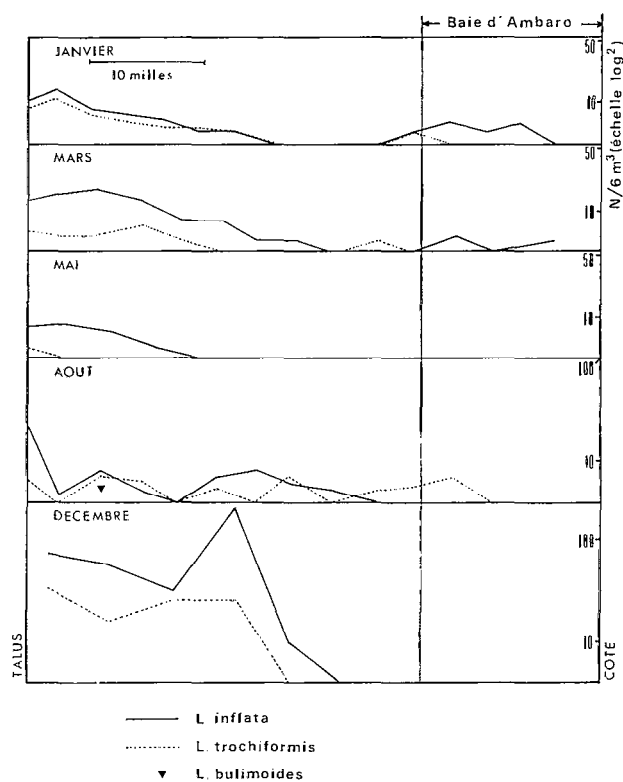


Fig. 4. — Radiale côte-talus continental : profils d'abondance des *Limacina* spp.

On peut encore mettre en évidence cette pénétration de l'espèce du milieu océanique au milieu néritique en observant la concomitance des variations d'abondance en une station du large (5 ou 12)

(1) Les conditions générales de réalisation, la carte des stations et les résultats hydrologiques ont été donnés antérieurement : FRONTIER, 1973/b et c.

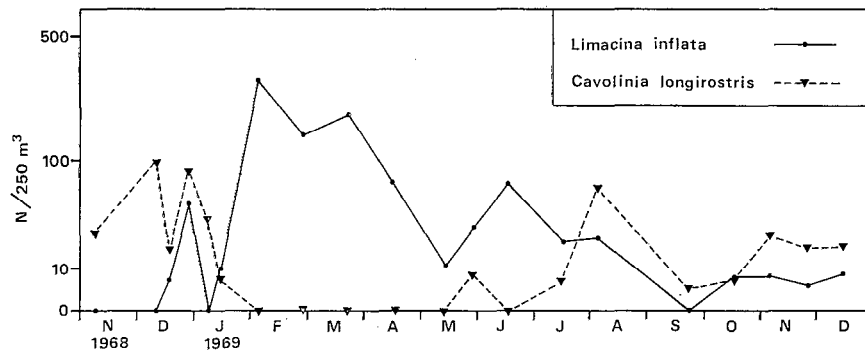


Fig. 5. — Variations d'abondance de *Limacina inflata* (jeunes) et de *Cavolinia longirostris longirostris* en baie d'Ambaro, d'après des quadrillages de 44 stations, entre novembre 1968 et décembre 1969.

et en une station néritique-externe (4 ou 11) : sur près de trois ans, on constate 23 fois des variations dans le même sens et 7 fois des variations de sens contraire. Le coefficient de corrélation entre les effectifs par récolte aux deux types de stations, pour la même période, est de  $+0,495$  (significatif à 2 ‰).

L'espèce n'est récoltée dans la baie elle-même (et jusque très près de la côte) qu'aux radiales de janvier et de mars. Ce fait est confirmé par les résultats des quadrillages de la baie d'Ambaro (44 stations) effectués à vingt reprises entre novembre 1968 et décembre 1969 : l'espèce est très rare dans les récoltes, cependant si l'on ramène le nombre total d'individus capturés lors de chaque quadrillage à 250 m<sup>3</sup> d'eau filtrés (ordre de grandeur du volume d'eau réellement filtré), il apparaît un phénomène saisonnier (fig. 5). Le maximum de fréquence se situe en février et mars, époque du maximum de la circulation « estuaire » (PITON et MAGNIER, 1970; FRONTIER, 1973 *b* et *c*). Les effectifs décroissent ensuite lentement, pour devenir insignifiants en saison sèche. Notons enfin qu'il s'agit toujours de stades postlarvaires jeunes, les adultes et véligères étant pratiquement absents.

Nous déduisons de ces faits, que la présence de l'espèce en zone néritique-interne est tributaire de l'établissement d'une circulation « estuaire », dont le contre-courant de fond apporte jusqu'au voisinage de la côte de l'eau néritique-externe, pouvant contenir des formes planctoniques océaniques-tolérantes. De septembre à décembre, à l'époque où la couche d'eau néritique est la plus homogène, le peuplement existant dans la partie interne de la zone néritique-externe peut envahir, par diffusion latérale, la partie la plus externe des baies (voir, par exemple, la pénétration de *Pseudeuphausia latifrons*, FRONTIER, 1973 *b*); la circulation a tendance alors à s'établir suivant le régime « anti-estuaire »; *Limacina inflata* est quasiment absente.

Il semble que l'apport principal ait lieu entre février et avril. La reproduction a lieu au large, et le développement a le temps de se produire au cours du transport à travers le plateau continental, de sorte que les individus qui pénètrent dans les baies se trouvent tous à un stade postlarvaire. Ils paraissent capables de subsister assez longtemps en milieu néritique, sans toutefois pouvoir atteindre la maturité sexuelle.

Notons enfin que le comportement nycthéral de l'espèce est perturbé lors de la pénétration en milieu néritique. Le fait apparaissait déjà à l'examen de la figure 1. Il est confirmé par l'étude de cycles nycthéraux d'observations réalisés au-dessus du plateau continental. Deux séries de récoltes seulement ont fourni des effectifs de *Limacina inflata* suffisants pour que la répartition verticale de l'espèce puisse être examinée : les cycles nycthéraux des 16 et 17 octobre 1967 à la station 11, et des 17 et 18 septembre 1968 à la station 4. L'analyse de variance montre une action significative de la profondeur de récolte sur l'abondance pour la série de la station 11 (maximum d'abondance vers 10 m — peut-être en relation avec la stratification thermique), mais aucune influence de ce facteur à la station 4. Par ailleurs l'interaction entre profondeur et alternance jour/nuit est nulle dans les deux cas.

1.4. STÉNOHALINITÉ, EURYTHERMIE. Nous avons porté figure 6, sur un diagramme T-S, les récoltes de surface ayant fourni au cours d'une année des effectifs d'au moins 100 véligères ou 100 jeunes et d'au moins 30 adultes. Nous avons également reproduit, à titre indicatif, le graphique T-S saisonnier à la station 4 (surface), où l'espèce est permanente.

La répartition est la même pour les différents stades. L'intervalle des températures auxquelles l'espèce se rencontre en abondance correspond presque à l'intervalle complet des températures observées dans la région de Nosy-Bé, n'excluant

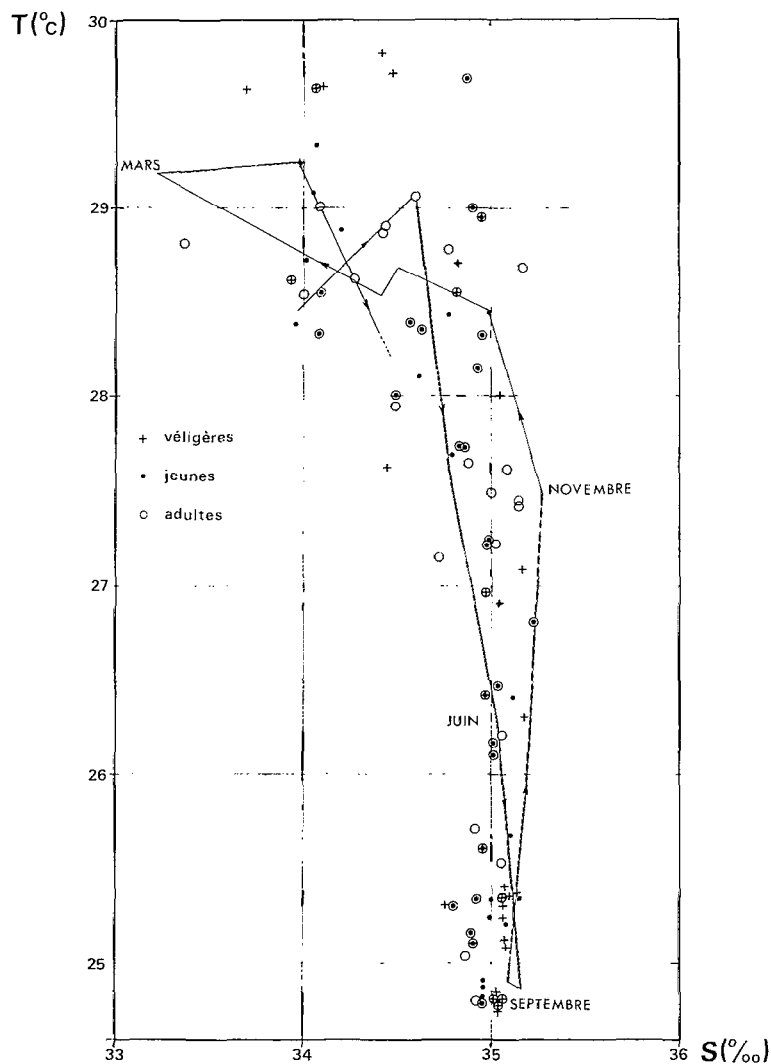


Fig. 6. — Positionnement sur un diagramme « T-S » des récoltes sur le plateau continental et au proche large, entre avril 1963 et janvier 1966, ayant fourni au moins 100 véligères, ou 100 jeunes, ou 30 adultes. Diagramme T-S saisonnier pour la station 4 (1963-64, surface).

que les très fortes températures observées près de la côte en saison chaude. L'intervalle des salinités est plus étroit : *Limacina inflata* n'est abondante qu'entre 33,9 et 35,2‰. Or les salinités inférieures à 33,9 ne sont obtenues qu'en zone néritique interne, en saison humide, et les valeurs supérieures à 35,2‰, que lors des fortes évaporations en saison sèche près de côte. La répartition sur le diagramme T-S ne fait donc que confirmer l'origine océanique de l'espèce, et sa pénétration en milieu néritique lorsque l'influence côtière n'est pas trop accentuée. La salinité doit ici être considérée comme un marqueur de l'alternance des influences océanique et

côtière sur le plateau continental, plus que comme un facteur déterminant directement la répartition spatio-temporelle de l'espèce.

2. *Limacina trochiformis* (d'Orbigny). Les différents stades de développement présentent ici la même répartition : nous ne les avons pas distingués. Il ne semble pas, d'autre part, se produire de migration nyctémérale importante — quoique la station 7 occupée vers le milieu du jour montre, en surface, des effectifs en moyenne plus faibles qu'aux autres stations du proche large (1).

(1) WORMELLE (1962) ne conclut pas non plus à une migration nyctémérale de cette espèce.

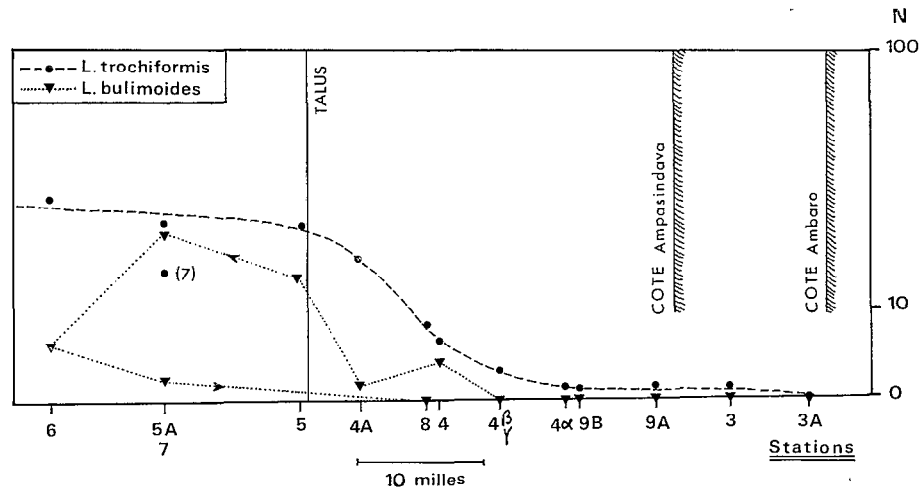


Fig. 7. — Variations d'abondance de *Limacina trochiformis* et de *L. bulimoides* entre la côte et l'océan (mêmes conditions que pour la figure 1).

L'abondance superficielle moyenne par station, calculée à partir d'un cycle annuel complet (1963-64) fait apparaître une pénétration au-dessus du plateau continental comparable à celle de *Limacina inflata* (fig. 7). La chute d'abondance se situe entre celle des adultes et celle des formes juvéniles de l'espèce précédente.

Au niveau des récoltes, une corrélation significative à 1‰ apparaît entre les effectifs des deux espèces de *Limacina*, mais la liaison statistique est différente selon que l'on considère les stations néritiques-externes ou celles du proche large (régressions significativement différentes au risque 1‰), le sens de la variation indiquant que la pénétration moyenne de *L. trochiformis* est moins importante que celle de *L. inflata*.

De même que pour *L. inflata*, aucune périodicité saisonnière ne s'observe dans les fluctuations d'abondance au large du talus continental. La pénétration néritique est effective toute l'année, mais se produit avec un maximum d'intensité au cours de la saison sèche. La radiale joignant le fond de la baie d'Ambaro au talus (fig. 4) montre une répartition de *L. trochiformis* très voisine de celle de *L. inflata*; toutefois il n'apparaît pas de liaison entre la présence de l'espèce en zone néritique-interne et la circulation « estuaire ». Les quadrillages de baie d'Ambaro, par contre, n'ont rencontré l'espèce qu'en pleine saison humide (1 exemplaire en janvier, 16 en février); ce très petit nombre de captures ne permet guère de conclure.

La station 13 (60 milles au large de Nosy-Bé) fournit une moyenne de 16 individus dans une colonne d'eau 300 m — surface, échantillonnée

au filet « Discovery », et la station 13 α (talus) une moyenne de 18.

SAKTHIVEL (1971) trouve l'espèce abondante au niveau de l'upwelling des Somalis et la tient donc, comme *L. inflata*, pour caractéristique d'un enrichissement du milieu (hypothèse confirmée par un très fort maximum observé en juillet-août, au maximum d'intensité de l'upwelling). Mais l'auteur ne signale pas de maximum de densité dans le Canal de Mozambique. Il se pourrait que l'espèce soit liée à la proximité du talus continental, zone qui a été relativement peu explorée lors de l'Expédition Internationale.

**3. *Limacina bulimoides* (d'Orbigny).** SAKTHIVEL (*loc. cit.*) donne pour cette espèce une répartition, tant géographique que saisonnière, très voisine de celle de *L. trochiformis*. Dans nos récoltes, par contre, cette espèce est beaucoup moins abondante que les précédentes. Le pourcentage de captures néritiques la rapproche de *L. inflata* plus que de *L. trochiformis*; elle n'a cependant jamais été récoltée en zone néritique-interne. Le profil moyen de la côte au large (fig. 7) suggère l'existence d'une migration nyctémérale, signalée d'ailleurs par WORMELLE (*loc. cit.*). La plus grande partie des captures sur le plateau continental a lieu entre juin et décembre. Au large, on observe une raréfaction en surface au maximum de la saison humide (février-mars), lorsque la dessalure des eaux dépasse le talus continental.

La presque totalité des individus capturés tant en zone néritique-externe qu'au proche large sont adultes (4 % de jeunes et 1 % de véligères pour



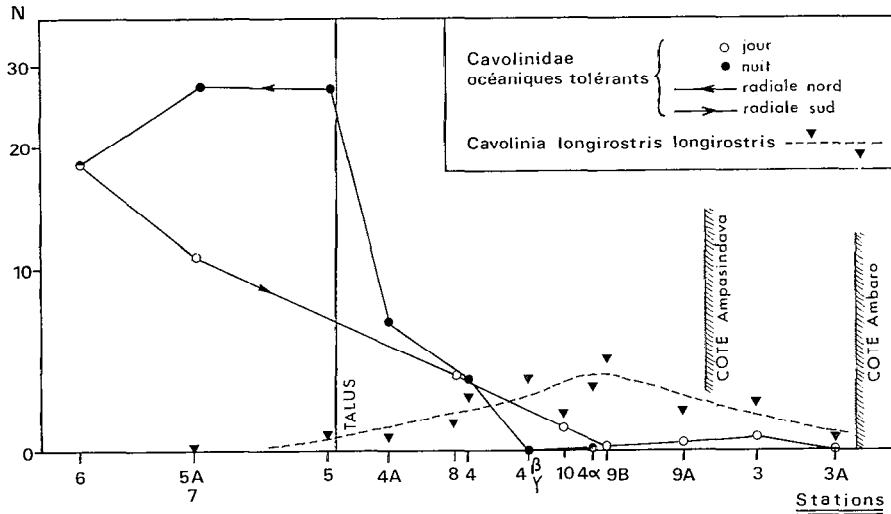


Fig. 8. — Variations d'abondance de *Cavolinia longirostris longirostris* et des Cavolinidae océaniques-tolérants entre la côte et l'océan (mêmes conditions que pour la figure 1).

les récoltes de surface effectuées entre 1963 et 66). Il semble que nos récoltes planctoniques, toutes effectuées à petite distance du talus continental, n'aient atteint que la frange d'une population abondante au large.

4. *Limacina lesueurii* (d'Orbigny) n'a été capturée que trois fois (6 individus) au-dessus du plateau continental. Elle est d'ailleurs très rare au large également, et dans tout l'Océan Indien (SAKTHIVEL, *loc. cit.*).

#### B. GAVOLINIDAE

5. *Cavolinia longirostris longirostris* (Lesueur). Cette espèce se rencontre sur l'ensemble du plateau continental, avec un maximum d'abondance moyenne au milieu de celui-ci (fig. 8). Son extrême surdispersion rend difficile l'étude de ses caractéristiques écologiques.

Le maximum de la reproduction a lieu pendant la première moitié de la saison sèche. Les adultes constituent alors des essais très denses en surface.

L'espèce diffuse en zone néritique-interne entre juin et décembre et semble ne pas tolérer les dilutions importantes de saison humide (fig. 5). Quelques individus sont capturés au large en saison sèche d'une part, en mars d'autre part (pénétration se produisant par diffusion latérale dans le premier cas, par entraînement en surface dans le second cas).

6. *Creseis virgula virgula* Rang et *virgula conica* Eschsholtz, *Styliola subula* (Quoy et Gaymard),

*Hyalocylix striata* (Rang), *Diacria quadridentata* (Lesueur), *Cavolinia inflexa lata* Boas. Ce groupe, écologiquement homogène, est constitué de formes océaniques suffisamment tolérantes vis à vis des conditions néritiques pour être rencontrées régulièrement (quoiqu'en petit nombre) sur le tiers extérieur du plateau continental (fig. 8). Cette pénétration s'observe toute l'année, avec un maximum prononcé en saison sèche (mai à octobre). L'abondance, en surface, aux stations du proche large, subit une diminution en février-mars, liée à la dérive des eaux côtières. On observe une migration nyctémérale. Le comportement de ce groupe d'espèces et sous-espèces est donc en tous points semblables à celui de *Limacina bulimoides*, que l'on peut lui joindre pour définir un « marquage » statistique de l'influence océanique sur le plateau continental.

En saison sèche quelques individus de ce groupe peuvent atteindre la limite extérieure des baies (par exemple la station 3).

Les quadrillages de la baie d'Ambaro ont permis la capture de quelques *Creseis virgula* entre février et avril (entraînement par le contre-courant de la circulation « estuaire »).

Ainsi que nous l'avons signalé (FRONTIER, 1973 a), deux formes de *Diacria quadridentata* coexistent dans la région : *quadridentata* (Lesueur) et *danae* Van Der Spoel. Les formes juvéniles (« *Cleodora* ») récoltées sur le plateau continental appartiennent toutes à la première sous-espèce; les formes juvéniles de *danae*, identifiées récemment, ne se rencontrent qu'au large et souvent en profondeur. Les deux formes diffèrent donc biologiquement.

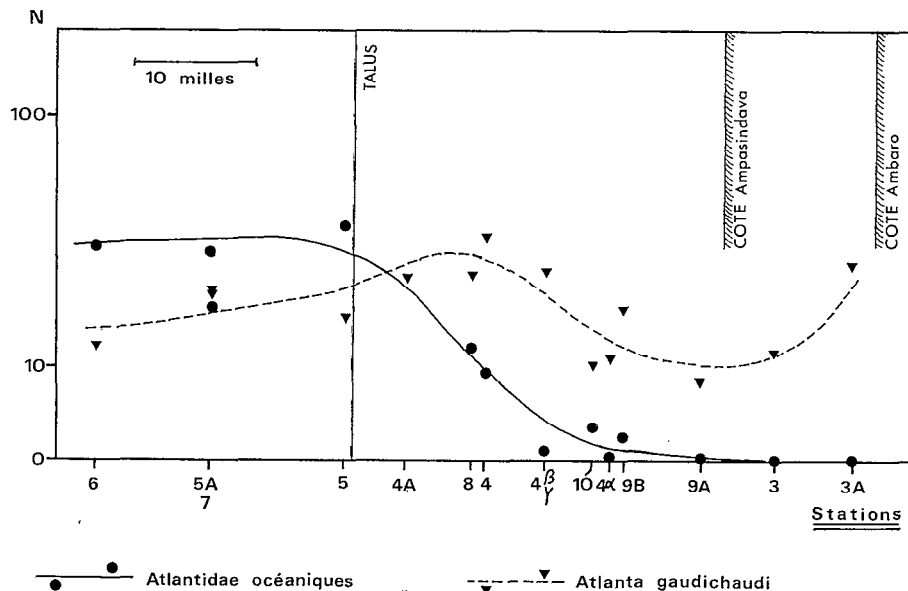


Fig. 9. — Variations d'abondance d'*Atlanta gaudichaudi* et des Atlantidae océaniques-tolérants entre la côte et l'océan (mêmes conditions que pour la figure 1).

7. Un dernier groupe comprend des formes fréquentes au large, mais rencontrées exceptionnellement en zone néritique : *Cavolinia longirostris angulata* (Souleyet), à laquelle se rattache très probablement la forme juvénile « *Hyalaea laevigata* », *Cavolinia inflexa* (Lesueur) *Cavolinia globulosa* (Rang) *Cuvierina columnella urceolaris* (Morch), *Euclio pyramidata pyramidata* (L.).

#### C. PSEUDOTHÉCOSOMES

*Desmopterus papilio* Chun, assez fréquent au-dessus et au large du talus, est capturé en quelques exemplaires aux stations 4 A, 8, 10 et 11 en saison sèche. *Corolla* sp. a été capturé une fois à la station 10.

#### D. GYMNOSOMES

Nous avons étudié précédemment (FRONTIER, 1973 c) la répartition de *Pneumodermopsis* sp., espèce néritique-interne exceptionnellement rencontrée à la station 3.

*Clionina longicaudata* (Souleyet) est néritique-externe, rencontrée essentiellement en saison humide entre la limite extérieure des baies et le talus continental, assez rarement au large de ce dernier. Par ailleurs quelques individus ont été récoltés au cours

des quadrillages de novembre et de décembre de la baie d'Ambaro, principalement dans la moitié extérieure de celle-ci. Le très petit nombre d'individus capturés au total ne permet pas de dresser une écologie précise de l'espèce.

Les autres Gymnosomes sont strictement océaniques.

#### E. HÉTÉROPODES

*Atlanta gaudichaudi* Souleyet a été signalée en tant qu'espèce holonéritique (FRONTIER, 1973 c). Le cycle annuel 1963-64 montre un maximum d'abondance moyenne en zone néritique externe, un autre très près de côte (fig. 9), et aucune variation d'abondance générale d'allure saisonnière.

Les autres espèces d'Atlantidae se rencontrent sur la partie extérieure du plateau, avec une fréquence proportionnelle à leur abondance au large. Ainsi, *A. lesueuri* Souleyet, *A. helicoides* Souleyet et *A. turriculata* d'Orbigny sont relativement fréquentes; *A. peroni* Lesueur et *A. « inclinata »* (1) sont plus rares; *Firoloida demaresti* Lesueur se rattache à ce groupe; *Atlanta peresi* Frontier, *A. inflata* Souleyet et *A. fusca* Souleyet sont exceptionnelles.

Le profil moyen de la pénétration de ces espèces en province néritique (fig. 9) rappelle beaucoup les profils caractérisant *Limacina trochiformis* et

(1) Dénomination recouvrant plusieurs espèces distinctes (RICHTER, 1972).

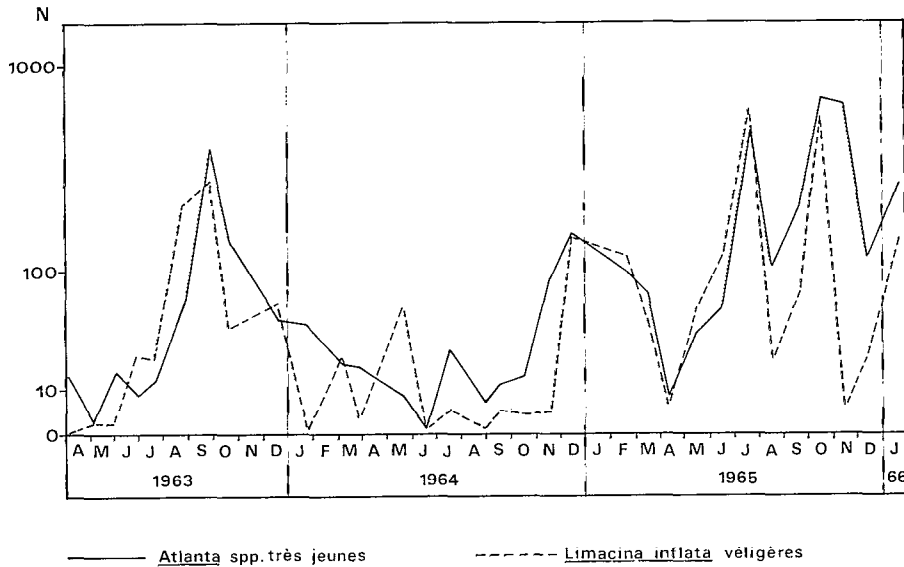


Fig. 10. — Variations d'abondance des végigères de *Limacina inflata* et d'*Atlanta* spp. à la station 5 puis 12, entre avril 1963 et janvier 1966 (mêmes conditions que pour la figure 2).

les Cavolinidae océaniques. Il s'agit d'un même phénomène.

On observe que les variations d'abondance des Hétéropodes océaniques au-dessus du plateau sont directement liées aux variations d'abondance des mêmes espèces au large du talus. Ces dernières sont assez irrégulières, mais on peut remarquer que les maxima se situent entre juillet et décembre c'est à dire au cours de la saison sèche, à l'époque où par ailleurs l'influence océanique sur le plateau continental se fait sentir le plus profondément. L'abondance de ces espèces dans la zone néritique en saison sèche, plus marquée que pour les Ptéropodes, résulte donc de la coïncidence entre deux phénomènes indépendants.

Les maxima correspondent souvent à des augmentations d'effectif des formes juvéniles. Il est remarquable que les fluctuations d'abondance au large des formes très jeunes d'Atlantidae (coquilles présentant au plus un tour de spire) coïncide avec celles présentées par les végigères de *Limacina inflata*, signalées plus haut : on note la même succession de périodes d'abondance et de rareté relatives, sans qu'une périodicité saisonnière puisse être mise en évidence (fig. 10). Cette coïncidence de l'apparition des formes jeunes dans des groupes différents ne peut être le fait du hasard, mais la signification de ces alternances reste obscure. Les données phytoplantologiques simultanées (ANGOT, 1964 a et b et 1968) ne suggère en rien une liaison avec des cycles de fertilité du milieu.

#### CONCLUSION

La faune de Ptéropodes et d'Hétéropodes rencontrée dans un rayon de 50 milles autour de Nosy-Bé présente un éventail d'exigences écologiques qui permet de caractériser les différentes masses d'eau en présence, ainsi que leurs mouvements et caractères saisonniers. Ces derniers se ramènent essentiellement à une alternance de l'influence côtière et de l'influence océanique sur le plateau continental.

En saison des pluies une masse considérable d'eau douce arrive dans le fond des baies, enrichissant ces dernières par des apports minéraux et organiques. Il s'ensuit, à partir de décembre en zone néritique interne, un développement très rapide des populations planctoniques, marqué, en ce qui concerne les Mollusques, par le foisonnement de *Creseis acicula*.

L'apport d'eau douce provoque l'établissement d'une circulation « estuaire » se superposant aux mouvements d'eau induits par le vent et les marées, et agissant statistiquement sur la répartition du plancton. Cette circulation atteint son maximum d'intensité en février-mars; la couche d'eau néritique est alors fortement stratifiée, et la dérive superficielle d'eau dessalée vers le large est compensée par un apport en provenance des abords du talus continental, dû à un contre-courant plus profond. Cette eau contient un plancton particulier caractérisé entre autres formes par des *Limacina inflata* jeunes, originaires du large, mais particulièrement tolérantes

aux conditions néritiques. D'autres espèces plus strictement océaniques peuvent remonter, à cette époque, en direction de la côte (*Limacina trochiformis*, *Creseis virgula*), mais leur présence dans les baies est exceptionnelle. En même temps, des éléments de la faune néritique-interne sont transportés en surface jusqu'au-delà du talus, et cet apport néritique appauvrit, dans les couches superficielles, la faune du large. A partir de mai l'apport d'eau douce se tarit presque complètement, et l'eau néritique tend à s'homogénéiser tant verticalement qu'horizontalement. Les conditions hydrologiques deviennent alors de la côte au talus, très proches de celles rencontrées en surface au large. Un groupe important d'espèces du large moyennement tolérantes (*Limacina trochiformis* et *bulimoides*, stade adulte de *Limacina inflata*, plusieurs Cavolinidae, *Desmopterus papilio*, les Atlantidae à l'exception d'*A. gaudichaudi*, *Firolida demaresti*), présents le reste de l'année sur la frange externe du plateau continental, envahissent alors par diffusion latérale une grande partie de celui-ci — sans toutefois atteindre les baies car la circulation « estuaire » a cessé. Cette pénétration est effective jusqu'en décembre, époque des premières pluies importantes; ces dernières, en effet, n'exerceront leur influence sur l'ensemble du plateau, en « néritisant » la faune, qu'avec un certain retard.

D'autre part au cours de la saison sèche les espèces néritiques-externes envahissent les baies, ou tout au moins la partie extérieure de celles-ci. *Cavolinia longirostris longirostris* ne se rencontre en baie d'Ambaro qu'entre juillet et décembre.

*Creseis chierchiae*, holonéritique mais sensible à l'arrivée d'eau océanique tout comme à une dessalure excessive, se trouve alors refoulée sur la partie interne du plateau continental et se multiplie abondamment dans la moitié extérieure des baies.

Les conditions de saison humide se rétablissent très vite à partir de janvier sur tout le plateau.

L'intérêt d'une telle analyse faunistique consiste donc en ce qu'elle autorise une description des mouvements des masses d'eau et des phénomènes de contact et de mélange, alors même que l'étude hydrologique classique ne rencontre que des conditions homogènes, comme c'est le cas en saison sèche. Les espèces possédant des exigences écologiques précises constituent alors des marqueurs de l'interaction entre l'eau côtière et l'eau océanique. Par ailleurs les variables biologiques *intègrent* les effets du milieu ambiant sur un certain intervalle de temps, correspondant au délai d'action des différents facteurs sur les populations. PITON et MAGNIER (1971) ont démontré qu'un coup de vent peut détruire une stratification apparemment bien établie; néanmoins les répartitions d'organismes planctoniques rendront compte de l'état *moyen* du milieu à une certaine époque. Enfin les phénomènes de diffusion et de mélange sont clairement marqués par les répartitions d'espèces de provenances diverses. Il devient alors possible de relier de façon assez fine les fluctuations locales ou saisonnières de la productivité organique, aux phénomènes hydroclimatiques.

*Manuscrit reçu au au S.C.D. le 26 avril 1973.*

## BIBLIOGRAPHIE

- ANGOT (M.), 1964 a. — 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 b. — Production primaire de la région de Nosy-Bé : décembre 1963 à mars 1964. *Ibid.* : 99-126.
- ANGOT (M.), 1968. — Variations de la production primaire aux environs de Nosy-Bé (Madagascar) en 1965. *Ibid.* 6 (2) : 3-32.
- 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.), 1973 a. — Deuxième liste complémentaire des Ptéropodes du plancton de Nosy-Bé. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr.* 11 (3) : 253-257.
- FRONTIER (S.), 1973 b. — 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.* 11 (3) : 291-302.
- FRONTIER (S.), 1973 c. — Zooplancton de la région de Nosy-Bé. VI Ptéropodes, Hétéropodes. Première partie : espèces holonéritiques et néritiques-externes (Contribution à l'étude d'une baie eutrophique tropicale). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.* 11 (3) : 273-289.
- PITON (B.) et MAGNIER (Y.), 1971. — Les régimes hydrologiques de la baie d'Ambaro (nord-ouest de Madagascar). (Contribution à l'étude d'une baie eutrophique tropicale). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.* 9 (2) : 149-166.
- RICHTER (G.), 1972. — Zur Kenntnis der Gattung *Atlantia* (Heteropoda, Atlantidae). *Arch. Moll.* 102 (1/3) : 85-91.
- SAKTHIVEL (M.), 1971. — A preliminary report on the distribution and relative abundance of Eutecosomata, with a note on the seasonal variation of *Limacina* spp. in the Indian Ocean. *Proc. Sympos. « Indian Ocean », march 1967. Bull. N.I.S.I.* 38 : 700-717.
- WORMELLE (R. L.), 1962. — A survey of the standing crop of plankton of the Florida Current. VI A study of the distribution of the Pteropods of the Florida Current. *Bul. Mar. Sc. Gulf Carr.* 12 (1) : 95-136.