

***Microrépartition des postlarves et des jeunes
chez les crevettes pénéides
de l'estuaire de l'Ambohinangy
(baie d'Ambaro, Madagascar)***

Jean LAROCHE (1 et 2) et Léon Paul TSIMIKASA (1)

RÉSUMÉ

La répartition spatiale des postlarves, juvéniles et subadultes, de Penaeus indicus et Metapenaeus monoceros a été étudiée sur 5 km de l'estuaire de l'Ambohinangy, dans la baie d'Ambaro (nord-ouest de Madagascar). Les collectes de matériel biologique, associées à des mesures de paramètres environnementaux, ont été réalisées à la fin de la saison sèche (octobre 1989) et au début de la saison humide (novembre 1989). Les matrices de données ont été traitées par analyse factorielle des correspondances simple et multiple.

En octobre, un gradient croissant de taille est observé de l'amont vers l'aval chez les deux espèces. Les postlarves et petits juvéniles de P. indicus sont situés globalement plus en amont que ceux de M. monoceros.

En novembre, le gradient de taille est moins marqué dans l'estuaire. Le courant lié à la topographie des stations et l'influence de la marée permettent d'expliquer la différence de comportement des deux espèces. M. monoceros est inféodé aux zones à courants moyens ou faibles, à pentes faibles et fonds vaseux. P. indicus est moins affecté par le courant et la nature du fond et paraît mieux réparti sur l'ensemble de la zone étudiée.

MOTS CLÉS : Madagascar — Estuaire — *Penaeus* — *Metapenaeus* — Distribution spatiale.

SUMMARY

SPATIAL DISTRIBUTION OF POST-LARVAE AND YOUNG STAGES OF PENAEID SHRIMPS
IN THE AMBOHINANGY ESTUARY (AMBARO BAY, MADAGASCAR)

The spatial distribution of post-larvae, juveniles and sub-adults, of Penaeus indicus and Metapenaeus monoceros was studied along 5 km of the Ambohinangy estuary in the Ambaro bay (NW Madagascar). Collections of biological material were conducted at the end of the dry season (October 1989) and at the beginning of the rainy season (November 1989). The data were treated by simple and multiple factorial analysis.

In October, for both species, we observed an increasing gradient of body size from the upper part of the estuary to its mouth. More post-larvae and small juveniles of P. indicus than of M. monoceros were globally found upstream.

In November, the size gradient was less pronounced in the estuary. The different behaviour of the two species can be explained by the current linked to the topography of the stations and by tidal influence. M. monoceros preferred the zones of moderate or low currents with gentle slopes and muddy bottoms. P. indicus was less affected by currents and bottom types and appeared to be distributed more randomly within the study zone.

KEY WORDS : Madagascar — Estuary — *Penaeus* — *Metapenaeus* — Spatial distribution.

(1) Station Marine, BP 141, Tuléar, Madagascar.

(2) Laboratoire de biologie animale et écologie, université Claude-Bernard-Lyon-I, 48 bd du 11-Novembre-1918, F-69622 Villeurbanne Cedex, France (URA-CNRS 367).

INTRODUCTION

Comme la plupart des crevettes péneïdes côtières, *Penaeus indicus* et *Metapenaeus monoceros*, les deux espèces de crevettes les plus communes à Madagascar (MARCILLE, 1978), présentent une phase marine et une phase estuarienne dans leurs cycles biologiques (GARCIA et LE RESTE, 1981). La reproduction a lieu en mer, les larves planctoniques entrent au stade de postlarves dans les estuaires où elles grossissent; elles atteignent les stades juvéniles puis subadultes. Les animaux émigrent ensuite vers la pleine mer.

Le niveau des captures de crevettes Pénéïdes est actuellement proche du maximum exploitable à Madagascar (RABESALAMA, 1990). Ce phénomène est particulièrement observé dans la région de Nosy-Bé où l'on constate une augmentation incessante de la pression de pêche, qu'elle soit industrielle au chalut ou traditionnelle à la «valakira» (barrage côtier) et à la senne de plage. Face à la menace de non-reconstitution des stocks de crevettes, et en tenant compte de leur valeur marchande élevée, l'aquaculture des péneïdes pourrait se révéler intéressante à Madagascar (AUTRAND, 1986).

Nous nous proposons d'analyser dans cette étude la répartition spatiale des postlarves et des jeunes de péneïdes dans une zone d'estuaire, au cours d'une période de transition, de la fin de la saison sèche au début de la saison humide. Les connaissances acquises devraient permettre d'optimiser le prélèvement dans le milieu naturel, à des fins aquacoles, des jeunes stades des deux espèces étudiées.

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.1. Le milieu : la baie d'Ambaro et l'estuaire de l'Ambohinangy

La baie d'Ambaro est une des baies peu profondes qui entaillent la côte nord-ouest de Madagascar (fig. 1). Comme sur toute cette côte en général, des formations de mangroves sont observées sur la bande intertidale et remontent les estuaires sur de grandes distances (soit par exemple de 15 km sur la rivière de l'Ambohinangy).

En saison humide, cette baie reçoit les apports de nombreux cours d'eau souvent très importants; elle est soumise à un climat de type «tropical humide», faisant alterner (CHABANNE et PLANTE, 1969; PITON et MAGNIER, 1971) :

- une saison sèche et fraîche de début mai à fin octobre;
- une saison humide et chaude de début novembre à fin avril.

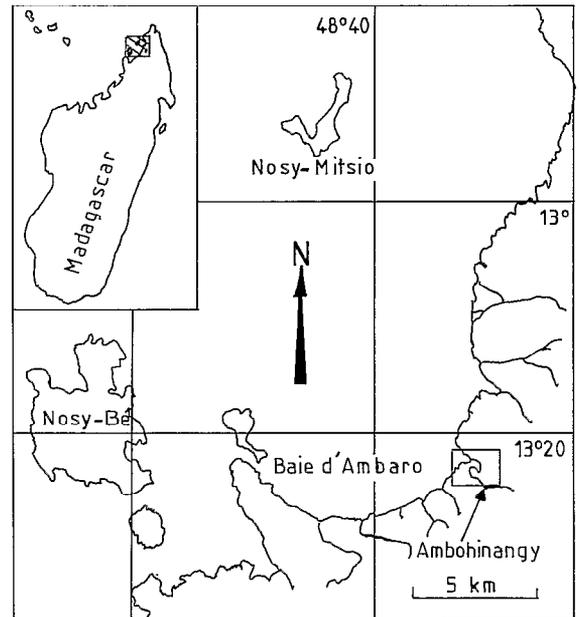


FIG. 1. — Baie d'Ambaro et estuaire de l'Ambohinangy.
Ambaro bay and Ambohinangy estuary.

La rivière Ambohinangy se déverse dans la baie d'Ambaro et présente face à son embouchure une zone de ponte de crevettes péneïdes (MARCILLE, 1972). Elle constitue un site particulièrement propice à l'installation de postlarves planctoniques venues du large et à leur croissance en milieu estuarien aboutissant au stade subadulte.

Cette rivière est de forme sinueuse; elle est bordée sur les deux berges de mangroves, jusqu'à la limite externe de la bande intertidale. Son embouchure est occupée par les «valakiras», barrages côtiers capturant les juvéniles et subadultes de crevettes ainsi que diverses espèces de poissons. Plusieurs petits chenaux se déversent dans la rivière, à l'intérieur de la bande intertidale.

1.2. Échantillonnage

L'échantillonnage a été réalisé en deux phases :

- la première du 2 au 6 octobre 1989 en fin de saison sèche. Certains paramètres physico-chimiques du milieu sont mesurés et du matériel biologique est prélevé;
- la deuxième du 13 au 18 novembre 1989 au début de la saison humide. Le même travail qu'à la première série de sorties est entrepris.

Vingt stations de prélèvements sont équitablement réparties sur les deux berges de l'estuaire

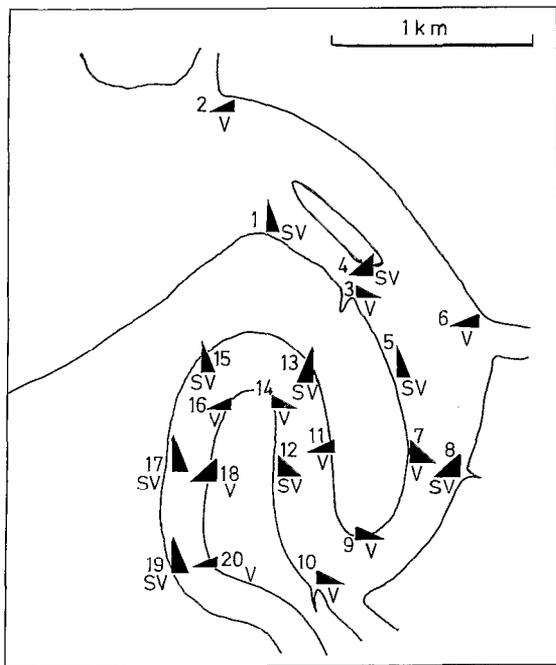


FIG. 2. — Localisation des stations dans l'estuaire et types de fond : (V) vaseux, (SV) sablo-vaseux.

▲ pente faible ▲ pente moyenne
▲ pente forte

Location of stations in the estuary and bottom types : (V) muddy, (SV) sandy and muddy.

▲ gentle slope ▲ moderate slope
▲ steep slope

(fig. 2). Les principales caractéristiques de ces stations sont les suivantes :

— 2, 3, 6, 9, 10, 11, 14, 16, 20 présentent des pentes faibles à fonds vaseux en opposition aux stations 1, 4, 5, 7, 8, 12, 13, 15, 17, 18, 19, qui présentent quant à elles des pentes moyennes à fortes avec des fonds essentiellement sablo-vaseux. On observe dans l'estuaire une association très marquée entre fortes pentes et forts courants, les faibles pentes étant caractérisées par les courants faibles ;

— 3, 8, 10 sont situées à l'embouchure d'un petit chenal de mangrove. 6 est localisée à proximité d'un petit affluent ;

— 8 et 15 présentent des racines de palétuviers sur les berges.

Trois jours sont nécessaires pour l'échantillonnage des 20 stations en octobre et en novembre. Chaque jour, 6 à 8 stations consécutives sont échantillonnées

grâce à un petit canot muni d'un moteur hors-bord ; le travail est mené de l'amont vers l'aval.

La marée est de type semi-diurne dans la région. Les échantillons sont prélevés à marée descendante, dans l'intervalle de temps compris entre 3 heures et une demi-heure avant l'étale de basse mer ; le niveau de l'eau est ainsi assez bas et rend accessibles toutes les stations (quelles que soient leurs pentes) pour le prélèvement qui se fait à pied. Cet intervalle de temps nous permet essentiellement de récolter des individus résidant dans la rivière et devrait de plus faciliter la comparaison de nos résultats avec d'autres travaux réalisés à Madagascar, dans des conditions de marée similaires (LE RESTE, 1978 ; LETOURNEUR, 1988).

En Australie, STAPLES et VANCE (1979) ont observé de fortes variations de la capturabilité des pénéides liées au cycle des marées ; les auteurs ont souligné l'intérêt de prélever des juvéniles dans les estuaires autour de la marée basse (les plus fortes densités de crevettes sont observées à marée basse, à faible profondeur, de 0 à 1 m).

Salinité, température, pH, oxygène dissous et vitesse du courant sont les variables mesurées à chaque station. La salinité est calculée à partir de la valeur de la conductivité. La température est repérée à l'aide d'un thermomètre de laboratoire. Le pH est noté au moyen d'un pH-mètre électronique à lecture numérique directe. La méthode de Winkler, optimisée par CARPENTER (1965), est utilisée pour déterminer la teneur des eaux en oxygène dissous. Le courant de surface est calculé en chronométrant le temps mis par un flotteur pour parcourir 5 m (une moyenne sur une série de 10 mesures est effectuée à chaque station).

Le matériel biologique est prélevé par un filet à plancton de forme conique avec une ouverture circulaire de 80 cm de diamètre et une longueur de 2,50 m, la maille étant de 0,5 mm. Le filet est tiré à contre-courant afin de limiter les possibilités d'évitement des plus gros individus, le bord inférieur étant maintenu au ras du fond et le bord supérieur près de la surface. Les stations présentent d'importantes différences au niveau de leurs pentes, aussi les déplacements sur les stations à pentes faibles (associées aux courants faibles) sont deux à trois fois plus rapides que ceux réalisés sur les stations à pentes fortes (associées aux courants forts). En conséquence il a été jugé préférable de fixer la durée du trait à 30 secondes plutôt que de traîner le filet sur une longueur donnée, ce choix permettant de filtrer approximativement le même volume d'eau (la faible distance couverte sur les stations à pentes fortes étant compensée par leurs courants forts). À chaque station, trois traits successifs distants d'environ 1 m

sont réalisés. Le volume approximativement filtré par trait est estimé à 6 m³.

Le matériel biologique est conservé dans du formol à 10 % et trié ensuite au laboratoire. Les crevettes sont classées par espèces et par tailles. Deux espèces de péneïdes sont bien représentées dans nos captures : *Penaeus indicus* et *Metapenaeus monoceros*. Le classement par taille est réalisé à partir de la longueur céphalothoracique (du creux orbitaire au bord dorsal de la carapace céphalothoracique), mesurée par une loupe binoculaire munie d'un micromètre ou par un pied à coulisse, suivant la taille des individus.

Les crevettes sont classées suivant cette longueur en :

- postlarves : $L_c \leq 3\text{ mm}$;
- petits juvéniles : $3 < L_c \leq 7\text{ mm}$;
- grands juvéniles : $7 < L_c \leq 11\text{ mm}$;
- subadultes : $L_c > 11\text{ mm}$.

1.3. Traitement statistique des données

On dispose de deux matrices de données pour les mois d'octobre et novembre, constituées de 8 variables :

PPL : Postlarves		MPL	mêmes stades
PPJ : Petits juvéniles	de <i>P.</i>	MPJ	de <i>M.</i>
PGJ : Grands juvéniles	<i>indicus</i>	MGJ	<i>Monoceros</i>
PSA : Subadultes		MSA	

et de 20 individus (ici les 20 stations étudiées). Chaque donnée d'abondance représente la capture totale des trois traits successifs réalisés par station.

Une analyse factorielle des correspondances (AFC) est effectuée sur la fusion verticale des deux matrices (8 variables \times 40 individus). Les données étant des abondances d'espèces, il est jugé préférable avant l'analyse de les normaliser par la transformation $\text{Log}(x + 1)$ (LEGENDRE et LEGENDRE, 1984). Cette transformation est généralement appliquée aux données qui s'écartent fortement de la distribution normale, ce qui est classiquement observé dans les dénombrements d'espèces.

L'AFC est particulièrement bien adaptée aux problèmes écologiques : elle extrait les principaux axes factoriels qui expliquent la répartition des variables (types d'animaux) et des individus (stations) dans l'espace multidimensionnel. Cette méthode facilite l'interprétation des structures écologiques par la représentation simultanée sur le même diagramme des variables et des individus.

L'analyse factorielle des correspondances multiples (AFCM) est une extension de l'AFC. Elle permet de traiter l'ensemble des variables d'une matrice de données quelle que soit leur nature. On dispose d'une série complète de variables du milieu établies à chaque station pour le mois de novembre (différents

problèmes techniques ne nous ont pas permis d'établir la même série en octobre) :

- heure de prélèvement exprimée en minutes avant l'étalement de basse mer (HPR);
- température (TP);
- pH;
- salinité (SAL);
- oxygène dissous (O₂D);
- vitesse du courant (VIT).

Il est ainsi possible d'étudier simultanément ces variables avec les abondances des types d'animaux (l'ensemble de ces données est fourni en Annexes I et II).

Une AFCM est donc réalisée sur la matrice résultant de la fusion de la matrice des abondances avec la matrice des variables du milieu pour le mois de novembre. Cette période paraît particulièrement intéressante du fait de l'arrivée des eaux douces dans l'estuaire pouvant entraîner des différences de comportement notables entre les espèces de péneïdes.

Les variables sont transformées suivant une cotation d'abondance. Cette transformation est nécessaire quand les variables sont quantitatives (VOLLE, 1985). On adopte ici le codage disjonctif complet; nous avons découpé chaque variable en 3 classes d'abondance de telle sorte que l'effectif de chaque classe soit égal. Pour différencier chaque classe au sein d'une variable, on affecte à celle-ci un indice 1, 2, 3, suivant un gradient croissant (pour faciliter l'analyse, 1 est qualifié de « faible », 2 de « moyen », et 3 de « fort »).

Pour une variable quelconque, chaque station est cotée sous la forme 0,0,1 ou 0,1,0 ou 1,0,0.

À titre d'exemple, étudions la variable PPL (postlarves de *P. indicus*). Pour les 20 stations, le nombre de PPL varie de 0 à 180. On définit pour cette variable les trois classes suivantes :

PPL1 : 0 à 16 individus	7 stations
PPL2 : 16 à 86 individus	7 stations
PPL3 : 86 à 180 individus	6 stations

Une station où on observe 100 PPL est cotée 0,0,1; par contre une station contenant 5 PPL est cotée 1,0,0.

Seule la variable MPL ne peut être découpée qu'en deux classes du fait de sa rareté. MSA est très rare en novembre sur l'estuaire, aussi nous n'avons pu prendre en compte cette variable dans l'AFCM. Au total on définit 38 classes pour les 13 variables et 20 individus correspondant aux stations.

Parallèlement à l'AFC, l'AFCM extrait les axes factoriels expliquant la répartition des individus et des variables. Cette technique hiérarchise les différents facteurs du milieu qui influent sur la répartition des animaux, et doit nous permettre d'affiner notre analyse.

2. RÉSULTATS

2.1. Caractéristiques hydrologiques globales

Sur l'ensemble de l'estuaire, la température de l'eau augmente de un degré d'octobre à novembre (27,2 °C à 28,1 °C). Cette élévation de température est classiquement observée sur l'ensemble de la baie d'Ambaro au début de la saison chaude (CHABANNE et PLANTE, 1969).

Par contre, au cours de la même période, la salinité moyenne sur l'ensemble de l'estuaire chute de 39,3 ‰ à 27 ‰. La salinité variant évidemment suivant le moment de la marée, il est important de rappeler que ces valeurs correspondent à des mesures faites 3 heures à 1/2 heure avant l'étalement de basse mer. La dessalure observée d'octobre à novembre est liée à l'apparition des premières pluies sur la région.

En comparant ces résultats de salinité avec ceux de LE RESTE (1970) obtenus dans des conditions de marée identiques et dans la même région, on peut faire deux remarques :

- la présence d'une légère sursalure de l'ensemble de l'estuaire par rapport à l'eau de mer (+ 4 ‰) en octobre 1989 semble inhabituelle dans les estuaires de la baie d'Ambaro ;

- la dessalure constatée en novembre 1989 (− 12 ‰) paraît plus précoce que celle observée classiquement dans la région ; elle est liée à une forte intensité des premières pluies.

Notons que LE RESTE a observé que la salinité pouvait descendre jusqu'à 5 ‰ dans un estuaire de la baie d'Ambaro, ceci en pleine saison humide vers la fin du mois de février.

2.2. Microrépartition des crevettes dans l'estuaire

Les classes de tailles à effectifs très faibles n'ont pas été représentées sur les diagrammes de distribution spatiale (figs 3.A et 3.B) ; particulièrement les subadultes des deux espèces, peu abondants, et les postlarves de *M. monoceros* en novembre (quasi inexistantes à cette période).

En octobre (fig. 3.A), *P. indicus* est dominé par *M. monoceros* dans les captures. Pour *P. indicus*, ce sont les grands juvéniles qui sont les mieux représentés sur l'ensemble de l'estuaire. Quel que soit le stade considéré (PPL, PPJ, PGJ), les animaux semblent mieux localisés dans la partie haute de l'estuaire des stations 10 à 20.

Pour *M. monoceros*, en octobre, les petits juvéniles dominent largement en nombre par rapport aux autres stades (MPL, MGJ) ; ils sont localisés tout au long de l'estuaire avec une série de pics d'abondance observés aux stations (3, 6, 7, 11, 14, 16, 20) caracté-

risées par des fonds essentiellement vaseux à pentes faibles. Les postlarves sont localisées préférentiellement dans la partie médiane de l'estuaire (stations 8 à 12), alors que les grands juvéniles sont observés plutôt dans la partie basse de l'estuaire.

En novembre (fig. 3.B) *P. indicus* devient largement dominant dans l'estuaire. Les postlarves sont peu abondantes pour *P. indicus* et quasi inexistantes pour *M. monoceros*.

P. indicus est surtout représenté dans l'estuaire par les petits juvéniles, leur densité augmentant de l'aval vers l'amont. On ne peut observer de gradient dans la répartition des postlarves comme des grands juvéniles.

Les grands juvéniles dominent pour *M. monoceros* en novembre. Cette espèce fréquente moins les parties amont de l'estuaire que *P. indicus*. Les pics d'abondance observés pour les grands juvéniles de *M. monoceros* sont caractérisés par des biotopes à fonds vaseux et pentes faibles.

Certains prélèvements en novembre s'écartent assez nettement de la tendance générale observée dans les distributions (2 et 8 pour *P. indicus*, 16 pour *M. monoceros*). Le manque de particularités apparentes des biotopes de ces stations ne permet pas d'interpréter cette divergence.

Globalement, l'analyse des captures en octobre et en novembre met en évidence :

- la tendance de *P. indicus* à occuper des zones plus amont de l'estuaire que *M. monoceros* ;

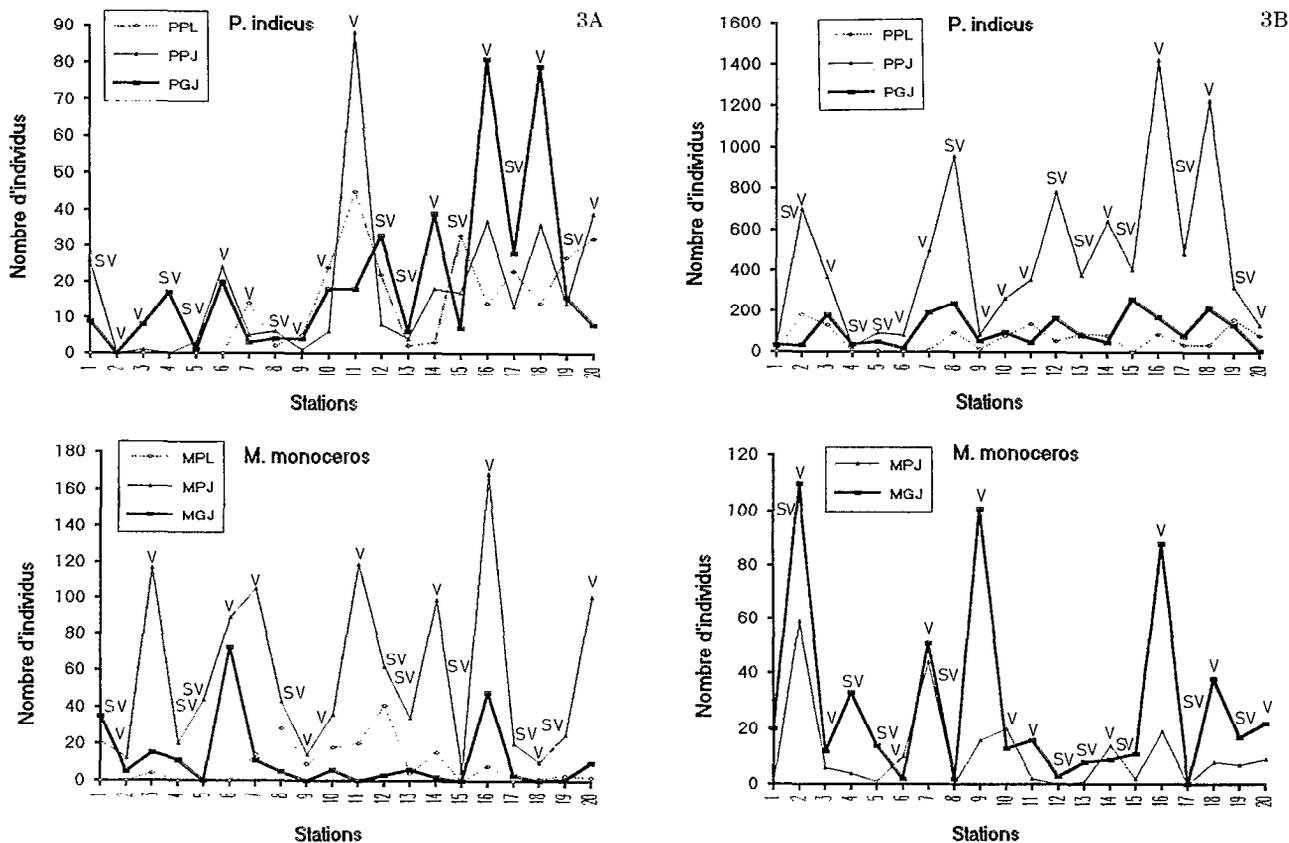
- la fréquentation préférentielle des stations à fonds vaseux et courants faibles par *M. monoceros*, *P. indicus* paraissant plus tolérant vis-à-vis de ces deux facteurs.

2.3. Évolution des peuplements

Pour *P. indicus* (figs 3.A et 3.B), de la fin de la saison sèche (octobre) au début de la saison humide (novembre), on observe un rajeunissement de la population ; on passe en effet de grands juvéniles dominants à des petits juvéniles dominants. Entre les deux périodes d'échantillonnage un recrutement postlarvaire important a vraisemblablement eu lieu dans l'estuaire, en liaison avec une ponte en mer.

Pour *M. monoceros* (figs 3.A et 3.B), on observe essentiellement d'octobre à novembre le vieillissement d'une cohorte du stade petit juvénile au stade grand juvénile.

L'évolution des peuplements peut être approfondie par l'AFC (fig. 4) sur les données réunies d'octobre et novembre (8 variables × 40 individus). Les axes factoriels I et II expliquent respectivement 52 % et 30 % de la variance totale, ils résument donc l'essentiel de l'information.



FIGS 3A. & 3B. — Distribution spatiale des crevettes dans l'estuaire en octobre (3A) et novembre (3B).

P. indicus (PPL : postlarve, PPJ : petit juvénile, PGJ : grand juvénile, PSA : subadulte).

M. monoceros (MPL : postlarve, MPJ : petit juvénile, MGJ : grand juvénile, MSA : subadulte).

Spatial distribution of the shrimps in the estuary in October (3A) and November (3B).

P. indicus (PPL : post-larvae, PPJ : small juveniles, PGJ : large juveniles, PSA : sub-adults).

M. monoceros (MPL : post-larvae, MPJ : small juveniles, MGJ : large juveniles, MSA : sub-adults).

Les types d'animaux et les stations qui représentent les plus fortes contributions relatives aux axes factoriels (contributions relatives > 40 %) sont mis en évidence par rapport aux autres variables et individus sur la fig. 4. Les stations sont numérotées de 1o à 20o pour octobre et de 1n à 20n pour novembre, et les types d'animaux sont représentés par leurs abréviations (cf. chap. 1.3). Les flèches désignent ici la direction du déplacement des points stations d'octobre à novembre.

L'axe I oppose un groupe de stations (8o, 7o, 14o, 13o) à fortes contributions relatives sur le côté gauche du diagramme à un deuxième groupe de stations à fortes contributions (19n, 18n, 13n) sur le côté droit. Parallèlement, il oppose à gauche les postlarves et petits juvéniles de *M. monoceros* aux petits juvéniles de *P. indicus* situés à droite. De plus, on observe globalement à gauche du diagramme les

stations d'octobre et à droite les stations de novembre.

L'axe I traduit donc la différence saisonnière marquée entre le peuplement d'octobre dominé par les jeunes stades de *M. monoceros* et le peuplement de novembre dominé par les petits juvéniles de *P. indicus*. Cet axe met particulièrement en évidence le décalage dans les cycles biologiques des deux espèces.

L'axe II oppose un groupe de stations proches de l'embouchure de l'estuaire (2o, 4o, 6o, 1o, 4n) caractérisées essentiellement par les grands juvéniles de *M. monoceros* dans la partie basse de la figure, avec un groupe de stations situées plus en amont (11o, 17o, 19o, 14n) et associées avec les postlarves de *P. indicus* dans la partie haute. De plus, on observe clairement de bas en haut un gradient de taille décroissant pour les deux espèces.

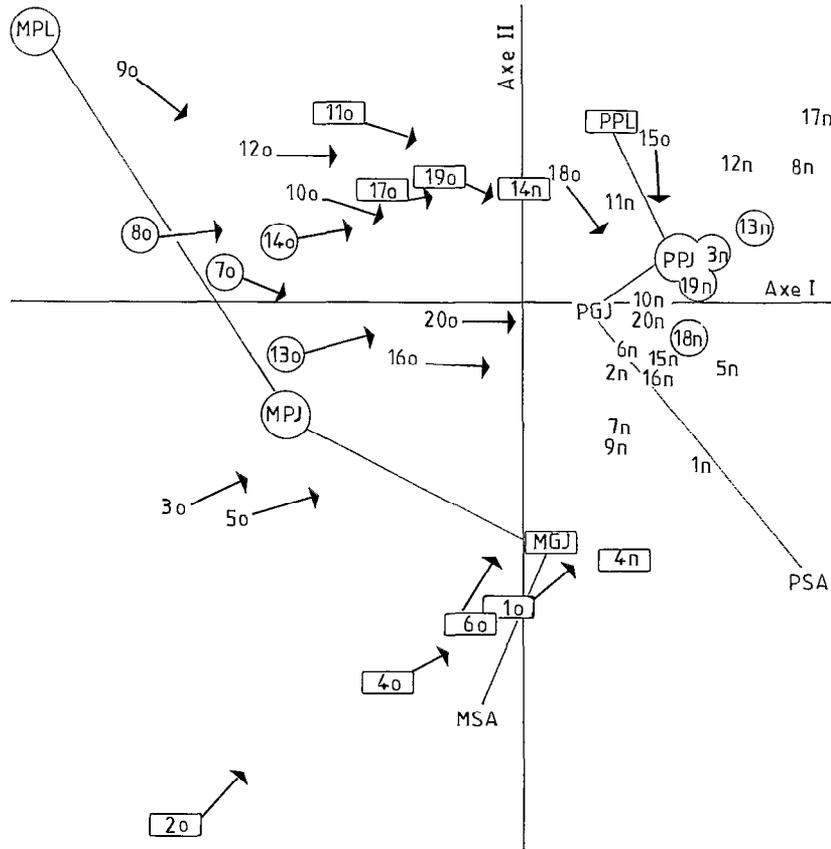


FIG. 4. — Projections des stades biologiques et des stations dans le plan des axes I et II, en octobre et novembre.

1o (station n° 1 en octobre).

1n (station n° 1 en novembre).

→ Direction du déplacement d'une station de octobre à novembre.

○ Contributions relatives fortes à l'axe I.

□ Contributions relatives fortes à l'axe II.

Results of factorial analysis according to the two first axes, for biological stages and stations, in October and November.

1o (station no. 1 in October)

1n (station no. 1 in November)

→ Directions of movement of stations from October to November.

○ Important relative contributions for axis I.

□ Important relative contributions for axis II.

L'axe II paraît refléter le schéma général du cycle de vie des crevettes dans l'estuaire, les petits individus colonisent l'ensemble de l'estuaire y compris les zones amont et, avec le vieillissement, ont tendance à redescendre vers l'embouchure. L'attraction des jeunes stades pour la zone amont est nettement plus marquée pour *P. indicus* que pour *M. monoceros*.

L'étude des déplacements des points-prélèvements d'octobre à novembre (flèches de la fig. 4) met en évidence un resserrement des points en novembre par rapport à octobre et une ségrégation moins nette entre zone amont et zone aval. Le gradient amont-aval paraît en conséquence nettement moins marqué en novembre (période de dessalure) qu'en octobre.

la même espèce d'abondance moyenne associés aux grands juvéniles de *P. indicus* d'abondance faible.

L'axe I correspond au facteur salinité associé de façon logique aux heures de prélèvements avant la marée basse et au pH. Plus les prélèvements sont effectués tôt avant la marée basse, plus l'influence marine domine dans l'estuaire, ce qui conduit à une salinité maximale et à un pH maximal; en effet les eaux marines sont généralement plus basiques que les eaux douces (GALOIS, 1975). Il semble que les juvéniles de *M. monoceros* soient plus affectés par cette influence marine que ceux de *P. indicus*, étant apparemment localisés préférentiellement dans les zones de l'estuaire où la salinité est la plus forte. Il faut cependant relativiser l'influence de la salinité sur *M. monoceros* du fait de la complexité de la figure; en effet, les juvéniles les plus abondants de *M. monoceros* (MPJ3 et MGJ3) sont situés à mi-chemin des salinités faibles et fortes, respectivement SAL1 et SAL3.

En procédant de la même façon pour l'analyse de l'axe II, on peut mettre en évidence l'existence de deux groupements qui s'opposent :

— les stations 1, 5, 13, 17, 19, associées à une forte vitesse de courant (VIT3), un faible effectif de petits juvéniles de *M. monoceros* et une abondance moyenne de grands juvéniles de *P. indicus*;

— la station 14 associée à une vitesse de courant moyenne (VIT2), une forte abondance de petits et grands juvéniles de *M. monoceros* et de petits juvéniles de *P. indicus*.

Il faut souligner le fait que globalement toutes les stations situées dans la partie supérieure du diagramme sont à pentes fortes et donc associées aux courants forts, alors que dans la partie basse les stations sont généralement à pentes faibles et associées aux courants faibles.

L'axe II traduit donc l'influence du facteur courant, lié à la topographie des stations. Il explique essentiellement la répartition des juvéniles de *M. monoceros* qui sont localisés de préférence en zone à courants moyens ou faibles, présentant des fonds vaseux. Globalement la répartition de *P. indicus* semble peu affectée par ce facteur. Il est cependant important de noter que les petits juvéniles de cette dernière espèce abondent dans des zones à courants moyens et faibles.

Dans le plan factoriel (III, IV; fig. 6), on peut seulement donner une interprétation écologique à l'axe III, qui oppose deux groupements :

— à gauche, les stations 6, 9, 10, associées à des courants faibles (VIT1) et des heures de prélèvements moyennes (prélèvements effectués de 1h30 à 2h avant la marée basse); on y trouve essentiellement des petits juvéniles de *M. monoceros* d'abon-

dance forte et des petits juvéniles de *P. indicus* d'abondance faible;

— à droite, les stations 15, 18, associées à des courants moyens (VIT2) et des heures de prélèvements fortes (prélèvements effectués de 2 à 3h avant la marée basse); les petits et grands juvéniles de *P. indicus* sont respectivement d'abondance moyenne et forte alors que les petits juvéniles de *M. monoceros* sont d'abondance moyenne.

L'axe III semble donc traduire l'influence de la marée. On remarque que de droite à gauche, en se rapprochant de l'étale, les abondances de juvéniles de *P. indicus* diminuent alors qu'elles augmentent chez les juvéniles de *M. monoceros*. Cet axe confirme donc l'attraction exercée par les zones à courants faibles sur les juvéniles de *M. monoceros*, phénomène observé lors de l'étude de l'axe II. On constate de plus que les juvéniles de *P. indicus* manifestent un comportement inverse et sont mieux localisées dans les zones à courants moyens.

3. DISCUSSION

D'après les travaux récents sur les pénéides, en Australie (STAPLES, 1979, 1980) comme en Afrique du Sud (FORBES et CYRUS, 1991), au Mexique (Mc D. MAIR *et al.*, 1982), en Inde (ACHUTHANKUTTY *et al.*, 1977; GOSWANI et GEORGE, 1978; ACHUTHANKUTTY, 1988) et en Guyane (LHOMME, 1989), la salinité n'est pas le facteur décisif dans l'immigration des postlarves vers les estuaires. Tous ces auteurs mettent en évidence :

— l'importance du facteur courant qui conditionne cette immigration et notamment l'arrivée maximale de postlarves au moment de la pleine puissance du flot;

— la relative indépendance de l'immigration vis-à-vis des fluctuations de salinité.

Les postlarves ayant atteint les estuaires vont ensuite entamer une série de migrations le long du chenal principal et transversalement à ce chenal, en fonction des conditions de milieu et de leur croissance jusqu'au stade subadulte où elles quitteront l'estuaire pour la mer.

Sur l'estuaire de l'Ambohinangy, à la fin de la saison sèche, en octobre, on peut observer un gradient amont-aval net dans la répartition des différents stades, pour les deux espèces; sur l'ensemble du secteur étudié (5 km de long), on note surtout dans la partie amont la présence de postlarves, puis en descendant vers l'embouchure on constate une progression dans les tailles jusqu'au stade subadulte. On observe cependant une différence de comportement

liée à l'espèce. Les jeunes stades de *M. monoceros* sont plutôt localisés dans les parties médianes et aval de l'estuaire, alors que ceux de *P. indicus* paraissent mieux répartis dans la zone franchement en amont.

À Madagascar, la répartition de *P. indicus* a été étudiée dans un estuaire situé également dans la baie d'Ambaro (LE RESTE, 1978). L'auteur aboutit à des conclusions identiques aux nôtres en saison sèche, et ceci particulièrement pour la zone de répartition des crevettes où l'abondance est maximale, soit de l'embouchure à environ 5 km en amont. LE RESTE précise qu'en amont de cette zone, on peut également observer des juvéniles de *P. indicus* mais plus faiblement abondants : ceci est vraisemblablement le cas de notre estuaire.

Ce gradient amont-aval en saison sèche est classiquement observé chez les pénéides. Les jeunes colonisent l'ensemble de l'estuaire et en grossissant se rapprochent de son embouchure (GARCIA et LE RESTE, 1981 ; VANCE *et al.*, 1990). Ce phénomène peut être aussi lié à une dégradation des conditions environnementales de l'amont (hypersalinité) qui entraîne donc une croissance limitée des crevettes dans la partie haute de l'estuaire (LE RESTE et COLLART-ODINETZ, 1987).

La tendance marquée des postlarves de pénéides à atteindre la surface à marée montante et à descendre vers le fond à marée descendante pourrait être le principal mécanisme de migration vers l'amont de jeunes stades ayant une faible puissance de nage ; ce mécanisme peut être déclenché par les différences de salinité (HUGHES, 1969, 1972) et par les variations de pression hydrostatique (MAIR *et al.*, 1982) liées aux courants de marée. Les rythmes endogènes et l'action de la lumière sont aussi considérés comme des facteurs importants intervenant sur les migrations en estuaires (MATTHEWS *et al.*, 1991).

Sur l'estuaire de l'Ambohinangy, au début de la saison humide en novembre, on constate une dessalure importante sur l'ensemble de la zone d'étude (— 12 ‰) ainsi qu'un gradient amont-aval dans la distribution des tailles nettement moins marqué qu'en saison sèche. On confirme le fait que les jeunes stades de *P. indicus* paraissent mieux fréquenter la partie amont de la zone que ceux de *M. monoceros*.

L'analyse conjointe des données d'abondance associées aux paramètres du milieu fait ressortir nettement deux facteurs de la répartition des animaux en novembre :

— le courant lié à la topographie des stations permet de séparer particulièrement les juvéniles de *M. monoceros* inféodés aux zones à courants moyens ou faibles, à pentes faibles et fonds vaseux souvent bordés par des mangroves. Globalement *P. indicus* semble moins affecté par ce facteur avec une excep-

tion pour le stade petit juvénile qui paraît également lié aux zones à courant faibles et moyens ;

— la marée ; les abondances en juvéniles de *P. indicus* et *M. monoceros* diminuent et augmentent respectivement quand on va vers l'étalement.

Ces résultats confirment ceux obtenus par LE RESTE (1978) sur *P. indicus* à Madagascar en saison humide. Pour cet auteur le gradient amont-aval est aussi moins marqué car les postlarves tendent à se concentrer à environ 1 km de l'embouchure ; elles remontent moins loin dans l'estuaire du fait de la dessalure. Après une phase d'adaptation à la dessalure moyenne, elles supportent alors assez facilement de petites variations de salinité et se disséminent dans tout l'estuaire. LE RESTE précise que pour des longueurs céphalothoraciques comprises entre 5 et 13 mm (essentiellement le groupe des juvéniles), *P. indicus* semble tolérante vis-à-vis de la salinité, ce que nous confirmons, et que sa répartition en nombre et en taille dépend principalement de l'action du courant que nous mettons en évidence dans cette étude sur l'Ambohinangy.

Ces résultats obtenus à Madagascar sont confirmés dans un estuaire d'Afrique du Sud par FORBES et BENFIELD (1986 a). Ces auteurs suggèrent que le déplacement dans la colonne d'eau de *P. indicus* et *P. japonicus* est déclenché par des changements de pression hydrostatique liés aux marées, ce phénomène pouvant être modifié par l'action secondaire de la lumière, de la salinité et de la nature du fond.

De façon générale, l'influence de la salinité sur la répartition des jeunes crevettes en estuaire a été largement étudiée par les auteurs ; par contre, l'influence du courant sur cette répartition commence à être démontrée (LE RESTE, 1987). Cette étude sur l'estuaire de l'Ambohinangy met particulièrement en évidence l'influence de ce dernier facteur sur *P. indicus* et *M. monoceros* ; elle confirme globalement les résultats des travaux précédents réalisés à Madagascar sur *P. indicus* et apporte de nouvelles connaissances sur la biologie de *M. monoceros*, espèce moins connue.

Lié à la topographie des stations, le facteur édaphique peut aussi fortement conditionner la répartition des jeunes pénéides en estuaire. Sur l'Ambohinangy, *M. monoceros* est lié aux fonds vaseux à pentes faibles généralement situés à proximité de mangroves, par contre *P. indicus* paraît moins inféodé à la nature du fond. L'attraction de *M. monoceros* pour les fonds vaseux est confirmée par FORBES et BENFIELD (1986 b) en Afrique du Sud. LETOURNEUR (1988) a souligné à Madagascar l'abondance des juvéniles de crevettes dans les petits chenaux de mangroves par rapport aux berges avoisinantes.

D'autres espèces de pénéides telle *Penaeus merguensis* en Australie ont aussi des affinités marquées

à marée basse pour les substrats mous et vaseux bordés par des mangroves ; on peut également les capturer sur des berges érodées à fonds sableux, mais généralement en plus faibles quantités (STAPLES, 1980).

VANCE *et al.* (1990) ont également mis en évidence l'importance de la pente du banc vaseux et de sa proximité avec la forêt de mangroves comme facteur de concentration de postlarves et de juvéniles de *P. merguensis*.

Les deux espèces *P. indicus* et *M. monoceros* présentent un décalage dans leur cycle biologique ; les principales périodes de ponte des adultes en mer étant mars-avril et octobre-novembre pour *P. indicus* (LE RESTE, 1978), février et mai-octobre pour *M. monoceros* (LE RESTE et MARCILLE, 1976).

En octobre-novembre, le rajouissement de la population de *P. indicus* est vraisemblablement lié à un recrutement postlarvaire important dans l'estuaire entre les deux périodes échantillonnées, issu

d'une ponte en mer début octobre. Par contre, pour *M. monoceros*, un recrutement postlarvaire faible lié à la fin de la période de ponte en mer ne peut compenser le vieillissement général de la population.

La tendance des jeunes stades de *P. indicus* et de *M. monoceros* à coloniser respectivement des zones amont et aval dans l'estuaire et le décalage de leur cycle biologique permettent d'éviter en partie une concurrence interspécifique pour la nourriture disponible.

La distribution des postlarves, juvéniles et subadultes doit désormais être suivie dans l'estuaire sur un cycle annuel en liaison avec les conditions de milieu (courant, salinité, facteur édaphique : nature du sédiment, proximité de la mangrove) et en relation avec les principales périodes de ponte des adultes en mer.

Manuscrit accepté par le Comité de rédaction le 21 avril 1993

RÉFÉRENCES

- ACHUTHANKUTTY (C. T.), 1988. — Nursery life of the marine prawn, *Metapenaeus dobsoni* (Miers) in the Mandovi estuary, along Goa coast, India. *Indian J. Mar. Sci.*, 17 : 313-316.
- ACHUTHANKUTTY (C. T.), GEORGE (M. J.) and GOSWAMI (S. C.), 1977. — Larval ingress of penaeid prawns in the estuaries of Goa. *Proc. Symp. Warm Water Zoopl. Spl. Publ. UNESCO/NIO* : 412-424.
- AUTRAND (M.), 1986. — Étude des possibilités d'élevage des crevettes de mer sur la côte nord-ouest de Madagascar. *C. R. mission. Fr. Aqua.*, 45 p.
- CARPENTER (J. H.), 1965. — The accuracy of the Winkler method for dissolved oxygen analysis. *Limnol. Oceanogr.*, 10 : 135-140.
- CHABANNE (J.) et PLANTE (R.), 1969. — Les populations benthiques (endofaune, crevettes pénéides, poissons) d'une baie de la côte nord-ouest de Madagascar : écologie, biologie et pêche. *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 7 (1) : 41-71.
- FORBES (A. T.) and BENFIELD (M. C.), 1986 (a). — Tidal behaviour of post-larval penaeid prawns (Crustacea : Decapoda : Penaeidae) in a southeast African estuary. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 102 : 23-24.
- FORBES (A. T.) and BENFIELD (M. C.), 1986 (b). — Penaeid prawns in the St Lucia Lake System : Post-larval recruitment and the bait fishery. *S. Afr. J. Zool.*, 21 (3) : 224-228.
- GALOIS (R.), 1975. — *Biologie, écologie et dynamique de la phase lagunaire de Penaeus duorarum en Côte-d'Ivoire*. Thèse de Doctorat 3^e Cycle. Univ. Aix-Marseille II, 120 p.
- GARCIA (S.) et LE RESTE (L.), 1981. — Life cycles, dynamics, exploitation and management of coastal penaeid shrimp stocks. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 203, 215 p.
- GOSWAMI (S. C.) and GEORGE (M. J.), 1978. — Diel variations in occurrence of penaeid larvae in estuarine and nearshore waters of Goa. *Indian J. Mar. Sci.*, 7 : 33-38.
- HUGHES (D. A.), 1969. — Responses of salinity change as a tidal transport mechanism of pink shrimp *Penaeus duorarum*. *Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.)*, 136 : 43-53.
- HUGHES (D. A.), 1972. — On the endogenous control of tide-associated displacements of pink shrimp, *Penaeus duorarum* Burkenroad. *Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.)*, 142 : 271-280.
- LEBART (L.), MORINEAU (A.) et TABARD (N.), 1977. — *Techniques de la description statistique. Méthodes et logiciels pour l'analyse des grands tableaux*. Dunod, Paris, 510 p.

- LEGENDRE (L.) et LEGENDRE (P.), 1984. — *Écologie numérique. Tome 1 : le traitement des données écologiques*. Masson, Paris, 260 p.
- LE RESTE (L.), 1970. — Biologie de *Acetes erythreus* (Sergestidae) dans une baie du N.W. de Madagascar (Baie d'Ambaro). *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 8 (2) : 35-36.
- LE RESTE (L.), 1978. — *Biologie d'une population de crevettes Penaeus indicus H. Milne Edwards sur la côte nord-ouest de Madagascar*. Trav. Doc. Orstom, 99, 291 p.
- LE RESTE (L.), 1987. — Influence de la salinité et du courant sur la taille de migration des crevettes *Penaeus notialis* dans l'estuaire de la Casamance (Sénégal). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 20 (3-4) : 279-289.
- LE RESTE (L.) et COLLART-ODINETZ (O.), 1987. — Étude des déplacements de crevettes dans l'estuaire de la Casamance (Sénégal). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 20 (3-4) : 271-277.
- LE RESTE (L.) et MARCILLE (J.), 1976. — Biologie des adultes chez la crevette *Melapeneus monoceros* (Fabricius) au nord-ouest de Madagascar. Contribution à l'étude d'une baie eutrophique tropicale. *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 14 (3) : 249-259.
- LETOURNEUR (Y.), 1988. — *Abondance et répartition des pénéides dans les estuaires à mangroves de la région de Port-St-Louis (Madagascar)*. D.E.A. d'Océanographie. Univ. Aix-Marseille II, 30 p.
- LHOMME (F.), 1989. — Étude du recrutement de la crevette *Penaeus subtilis* en Guyane (étude des nurseries). *Doc. Sci. Pôle Rech. Océanol. Halieut. Caraïbe*, 23, 79 p.
- MARCILLE (J.), 1972. — Les stocks de crevettes pénéides côtières malgaches. *Bull. Madagascar*, 311 : 387-408.
- MARCILLE (J.), 1978. — *Dynamique des populations de crevettes pénéides exploitées à Madagascar*. Trav. Doc. Orstom, 92, 197 p.
- MAIR (J. McD.), WATKINS (J. L.) and WILLIAMSON (D. I.), 1982. — Factors affecting the immigration of postlarval penaeid shrimp into a Mexican lagoon system. *Oceanol. Acta*, n° sp. : 339-345.
- MATTHEWS (T. R.), SCHROEDER (W. W.) and STEARNS (D. E.), 1991. — Endogenous rhythm, light and salinity effects on postlarval brown shrimp *Penaeus aztecus* Ives recruitment to estuaries. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 154 : 177-189.
- PITON (B.) et MAGNIER (Y.), 1971. — Les régimes hydrologiques de la Baie d'Ambaro (nord-ouest de Madagascar). *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 9 (2) : 149-166.
- RABESALAMA (R.), 1990. — *Bilan des activités de la pêche industrielle crevillère malgache (identification des grandes tendances)*. Ministère de la Production Animale, Eaux et Forêts, Dir. Pêche et Aquac. Antananarivo. PNUD, Projet MAG/85/014. Rapport de Terrain n° 13, 27 p.
- STAPLES (D. J.), 1979. — Seasonal migration patterns of postlarval and juvenile Banana prawns, *Penaeus merguensis* de Man, in the major rivers of the Gulf of Carpentaria, Australia. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 30 : 143-157.
- STAPLES (D. J.), 1980. — Ecology of juvenile and adolescent Banana prawns, *Penaeus merguensis*, in a mangrove estuary and adjacent off-shore area of the Gulf of Carpentaria. I. Immigration and settlement of postlarvae. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 31 : 635-652.
- STAPLES (D. J.) and VANCES (D. J.), 1979. — Effects of change in catchability on sampling of juvenile and adolescent Banana prawns, *Penaeus merguensis* de Man. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 30 : 511-519.
- VANCE (D. J.), HAYWOOD (M. D. E.) and STAPLES (D. J.), 1990. — Use of a mangrove estuary as a nursery area by postlarval and juvenile Banana prawns, *Penaeus merguensis* de Man, in northern Australia. *Estuar., Coast. Shelf Sci.*, 31 : 689-701.
- VOLLE (M.), 1985. — *Analyse des données*. Economica, Paris, 324 p.
- FORBES (A. T.), CYRUS (D. P.), 1991. — Recruitment and origin of penaeid prawn postlarvae in two south-east african estuaries. *Estuar., Coast. Shelf Sci.*, 33, n° 3 : 281-289.

ANNEXE I

Abondances des stades biologiques et variables du milieu pour les 20 stations en novembre.
Abundances of biological stages and measurements of environmental parameters for the sampled stations in November.

Stations	Types d'animaux								Variables du milieu		
	PPL	PPJ	PGJ	PSA	MPL	MPJ	MGJ	MSA	HPR	pH	SAL
1	0	26	9	0	0	21	35	0	148	7,74	37,63
2	0	0	0	0	0	12	5	0	203	7,46	37,22
3	0	1	8	0	4	117	15	3	142	8,11	38,99
4	0	0	17	5	0	20	11	0	99	7,73	38,32
5	0	3	1	0	0	44	0	0	58	7,74	39,06
6	0	24	20	1	0	69	73	1	88	7,50	39,57
7	14	5	3	0	14	105	11	0	50	7,99	39,93
8	2	6	4	0	28	43	5	0	68	7,94	39,84
9	5	1	4	0	9	14	0	0	89	7,77	39,56
10	24	6	18	0	18	36	6	0	100	7,69	39,53
11	45	88	18	0	20	119	0	0	130	7,56	39,73
12	22	8	33	0	41	62	3	0	145	7,63	40,84
13	2	4	6	0	4	34	6	0	186	7,61	39,17
14	3	18	39	0	15	99	2	0	167	7,67	39,08
15	33	17	7	0	0	5	0	0	149	8,09	39,92
16	14	37	81	0	8	169	48	0	127	8,29	39,73
17	23	13	28	0	0	20	3	0	186	7,90	39,75
18	14	36	79	0	1	10	0	0	170	8,03	39,58
19	27	14	16	0	3	25	1	0	233	7,95	39,63
20	32	39	8	0	2	101	10	0	211	7,99	39,70

ANNEXE II

Abondances des stades biologiques et variables du milieu pour les 20 stations en novembre.
Abundances of biological stages and measurements of environmental parameters for the sampled stations in November.

Stations	Types d'animaux								Variables du milieu					
	PPL	PPJ	PGJ	PSA	MPL	MPJ	MGJ	MSA	HPR	TP	pH	SAL	O2D	VIT
1	1	31	31	3	0	1	20	0	69	28,50	7,58	27,10	2,79	43,18
2	180	700	33	0	0	59	110	0	107	28,30	7,76	27,70	3,63	15,23
3	129	368	181	4	0	6	12	0	148	28,00	7,67	31,10	3,49	6,92
4	0	24	37	7	0	4	33	0	167	26,50	7,66	30,30	3,13	24,02
5	5	91	49	8	0	1	14	0	97	28,30	7,62	27,30	2,96	31,14
6	2	80	17	1	0	10	2	0	124	28,60	7,59	27,50	3,11	13,13
7	8	498	193	1	0	44	51	0	17	27,00	7,38	24,10	3,64	23,34
8	94	960	239	1	0	0	2	0	91	27,00	7,58	24,30	3,36	24,50
9	16	84	55	9	0	16	101	3	104	27,70	7,60	26,00	3,43	16,23
10	79	263	96	5	0	20	13	1	134	27,20	7,62	27,10	2,88	5,04
11	136	355	47	0	3	2	16	0	164	27,00	7,69	28,50	2,82	20,00
12	53	784	166	4	1	0	3	0	69	26,50	7,58	24,50	2,59	27,78
13	89	379	82	7	0	1	8	0	61	28,50	7,54	25,90	3,50	32,64
14	81	644	49	0	8	14	9	0	99	29,00	7,49	25,90	3,28	12,00
15	1	406	260	12	1	2	11	0	107	28,50	7,30	26,40	3,32	35,00
16	86	1426	172	2	0	19	88	1	89	29,20	7,46	26,50	3,39	20,10
17	36	486	79	0	0	0	0	0	125	28,50	7,39	26,60	3,76	42,59
18	36	1229	216	9	0	8	38	0	144	28,50	7,42	27,50	2,99	22,58
19	160	318	132	7	0	7	17	0	176	29,50	7,34	27,30	3,89	40,92
20	80	131	8	1	0	9	22	0	198	29,00	7,37	28,30	3,82	16,00