

LES APPENDICULAIRES DE MADAGASCAR (RÉGION DE NOSY-BÉ) VARIATIONS SAISONNIÈRES

par R. FENAUX*

RÉSUMÉ

Les Appendiculaires étudiés dans cette note, proviennent du tri partiel de 99 pêches planctoniques réparties sur un an, dans les environs de Nosy-Bé. Ils ont permis, pour la première fois, d'obtenir des informations sur les variations saisonnières des Appendiculaires dans une région tropicale. 15 espèces ont été récoltées en hiver, 13 en automne, 12 en hiver et 11 au printemps. Les plus fréquentes sont, dans l'ordre décroissant : O. longicauda, Meg. huxleyi, O. rufescens et Steg. magnum. Trois zones ont des peuplements et des variations assez nettement différenciés. Après l'étude des variations saisonnières de la fréquence des principales espèces, une comparaison est établie entre les variations saisonnières de quelques espèces en Méditerranée et dans l'Océan Indien.

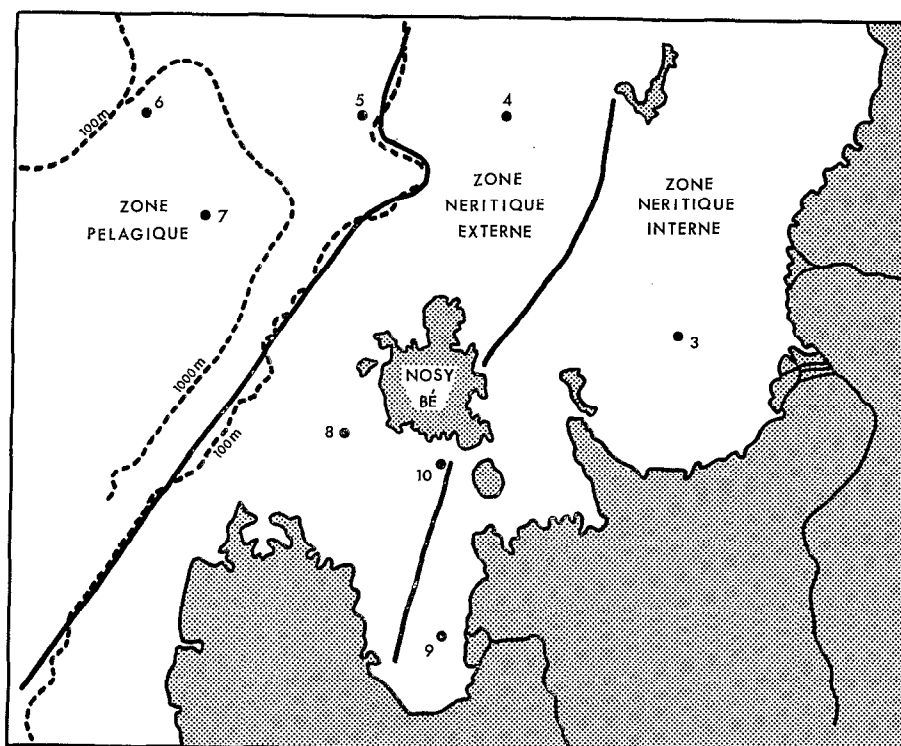
SUMMARY

The Appendicularians studied in this work come from a partial sorting of 99 planctonic sampling made during one year in Nosy-Bé area. They have permitted, for the first time, to obtain information concerning seasonal variations of the Appendicularians in a tropical environment. 15 species have been collected in summer, 13 in autumn, 12 in winter and 11 in spring. The most frequent are in decreasing order: O. longicauda, Meg. huxleyi, O. rufescens, and Steg. magnum. Three areas are described in which the populations and variations are analysed. After a study of seasonal changes in the frequency of the main species, we establish a comparison between seasonal variations of some species in mediterranean and Indian ocean.

Un important lot d'Appendiculaires, provenant du tri partiel de 99 prises planctoniques de Nosy-Bé, m'a été confié par mon ami S. FRONTIER, Maître de Recherche à l'O.R.S.T.O.M. Ce matériel a été récolté environ une fois par mois, dans 8 stations, du mois de mars 1963 au mois de mars 1964. Les méthodes de prélèvements et la situation des points de pêches dans trois zones distinctes ont été définies par FRONTIER (1966).

La portion de plancton triée a varié avec les pêches et son importance n'a pas été chiffrée, si bien qu'une estimation quantitative est impossible. L'intérêt de cette collection est cependant double : ce sont les premières données sur les Appendiculaires de Madagascar et c'est la première fois que les variations saisonnières des Appendiculaires d'une région tropicale sont étudiées.

* Chargé de recherches au C.N.R.S. Station zoologique, Villefranche/mer.



Carte de la zone des prélèvements, simplifiée d'après FRONTIER, 1966.

LISTE DES ESPÈCES RENCONTRÉES

15 espèces ont été récoltées. Elles se répartissent en 5 genres.

FAMILLE DES OIKOPLEURIDAE.

SOUS-FAMILLE DES OIKOPLEURINAE.

Genre *Oikopleura* Mertens, 1831.

- O. cophocerca* (Gegenbaur, 1855)
- O. dioica* Fol, 1872
- O. fusiformis* Fol, 1872
- O. fusiformis* f. *cornutogastra* (Aïda, 1907)
- O. longicauda* (Vogt, 1854)
- O. rufescens* Fol, 1872

Genre *Megalocercus* Chun, 1888

- Meg. huxleyi* (Ritter, 1905)

Genre *Stegosoma* Chun, 1888

- Steg. magnum* (Langerhans, 1880)

FAMILLE DES FRITILLARIDAE

Genre *Appendicularia* (Chamisso, 1821)

- A. sicula* Fol, 1874

Genre Fritillaria Quoy et Gaimard, 1833-1836

- F. borealis f. sargassi* Lohmann, 1905
F. borealis f. intermedia Lohmann, 1905
F. formica f. digitata Lohmann et Bückmann, 1926
F. haplostoma Fol, 1872
F. pellucida (Busch, 1851)
F. pellucida var. omani Fenaux, 1966.

Toutes ces espèces ont déjà été signalées dans l'Océan Indien par différents auteurs.

CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DE LA POPULATION**Fréquence des espèces.**

A défaut d'un comptage des individus, la fréquence de récolte des différentes espèces (nombre de pêches positives), nous permet d'établir la classification suivante, sur un total de 99 prélèvements.

<i>O. longicauda</i>	96	<i>F. haplostoma</i>	16
<i>Meg. huxleyi</i>	51	<i>F. formica</i>	13
<i>O. fusiformis</i>	38	<i>O. cophocerca</i>	11
<i>O. rufescens</i>	31	<i>O. fusif. f. cornuto.</i>	9
<i>F. pellucida</i>	30	<i>O. intermedia</i>	3
<i>O. dioica</i>	28	<i>A. sicula</i>	1
<i>Steg. magnum</i>	27	<i>F. pell. var. omani</i>	1
<i>F. borealis</i>	24		

Le nombre des stations étant très proche de 100, on peut considérer que les nombres ci-dessus représentent le pourcentage de fréquence des différentes espèces.

O. longicauda est l'espèce la plus fréquente, c'est ce qui s'observe généralement dans toutes les régions océaniques chaudes ou tempérées. La présence de *Meg. huxleyi*, *O. rufescens* et *Steg. magnum*, dans le groupe des espèces les plus fréquentes, est caractéristique du plancton des zones équatoriales et tropicales de l'océan Indien (ТОКИОКА, 1955 et 1956 ; FENAUX, 1964 et 1969). La présence inhabituelle de *O. dioica* dans ce groupe semble être due au fait que les prélèvements ont été effectués plus près de la côte que ne le sont généralement ceux des expéditions.

Variations saisonnières.

La plupart des espèces (11) sont récoltées toute l'année. Les autres sont seulement présentes pendant une période déterminée. Ainsi les 15 espèces reconnues dans cette région se retrouvent toutes en été. En automne, *A. sicula* et *F. pellucida var. omani* manquent et le nombre d'espèces

TABLEAU I. — Variation saisonnière du pourcentage de fréquence des principales espèces, dans l'aire totale.

	<i>O. longicauda</i>	<i>Meg. huxleyi</i>	<i>O. fusif.</i>	<i>O. rufescens</i>	<i>F. pellucida</i>	<i>O. dioica</i>	<i>Steg. magnum</i>
Printemps...	100	34	47	21	34	34	26
Été.....	90	61	35	38	30	19	10
Automne....	100	57	38	34	23	23	42
Hiver.....	100	42	21	26	5	36	31

se trouve réduit à 13. En hiver, *O. fusiformis f. cornulogastra* fait défaut à son tour. Enfin, au printemps, il n'y a plus que 11 espèces par suite de la disparition de *O. intermedia*.

D'autre part, la fréquence des espèces subit une variation saisonnière qui peut être importante. Le tableau n° 1 composé en tenant compte des fréquences de rencontre des espèces suivant les saisons, montre les variations des 7 espèces principales. Nous voyons que les périodes de fréquence maximale sont différentes. Pour *O. longicauda*, le maxima s'étend de l'automne au printemps ; pour *Meg. huxleyi* et *O. rufescens* il se situe en été ; pour *O. fusiformis* et *F. pellucida* au printemps ; pour *O. dioica* en hiver et *Steg. magnum* en automne. Ainsi, l'ordre de succession de ces espèces classées par ordre de fréquence est différent suivant les saisons.

CARACTÉRISTIQUES DES 3 ZONES

Variations générales.

La situation des différents points de prélèvements est indiquée sur la carte. Les stations 5, 6 et 7 sont dans la zone pélagique, les stations 4, 8 et 10 dans la zone néritique externe et les stations 3 et 9 dans la zone néritique interne. FRONTIER (1966) a donné les caractéristiques planctoniques générales de ces 3 zones. La première (pélagique) est pauvre en individus mais riche en espèces ; la seconde (néritique externe) est riche qualitativement et quantitativement alors que la troisième (néritique interne) est pauvre en espèces et souvent en individus.

Nous n'avons pas de renseignements sur la densité des populations des Appendiculaires. Par contre, nous avons pu constater des variations qualitatives qui suivent le sens général indiqué par FRONTIER, bien que les différences soient faibles. C'est ainsi que dans la zone pélagique, 14 espèces ont été déterminées, dans la zone néritique externe 13 et dans la zone néritique interne 12.

Les différences observées dans les pourcentages de fréquence sont plus marquantes (tableau n° II).

TABLEAU II. — Variations du pourcentage de fréquence des 7 espèces principales dans chacune des 3 zones

	zone pélagique	zone nérit. ext.	zone nérit. int.
<i>O. longicauda</i>	93	97	100
<i>Meg. huxleyi</i>	59	49	52
<i>O. fusiformis</i>	71	18	33
<i>O. rufescens</i>	64	35	0
<i>F. pellucida</i>	16	38	38
<i>O. dioica</i>	35	31	9
<i>Steg. magnum</i>	55	17	9

Certaines espèces sont plus commune dans la zone pélagique et leur représentation décroît dans la zone néritique externe pour atteindre un minimum dans la zone néritique interne. C'est le cas de *O. rufescens*, *Steg. magnum* et *O. dioica* (il est curieux de constater la présence de *O. dioica* dans ce groupe, car cette espèce est toujours considérée comme une espèce typiquement néritique. Ne perdons pas de vue cependant qu'il s'agit ici de fréquence et que l'aspect quantitatif est peut être différent).

O. fusiformis également est plus commune dans le domaine pélagique mais son minimum se situe dans la zone néritique externe. *F. pellucida* par contre est nettement plus fréquente dans les pêches effectuées dans les secteurs néritiques que dans les prélèvements pélagiques.

Enfin, d'autres espèces ont des variations trop faibles pour être significatives et leur fréquence semble donc indifférente à leur situation par rapport à la côte. C'est le cas de *O. longicauda* et *Meg. huxleyi*.

Variations saisonnières.

Les trois zones sont assez nettement différenciées (fig. 1). Dans la zone néritique interne, le nombre des espèces varie de 5 à 8, les minima étant situés au printemps et en hiver alors que le maximum est en automne. Dans la zone néritique externe, le minimum est de 9 espèces en hiver et le maximum de 11 en été. Enfin, dans la zone pélagique le nombre des espèces varie de 10 en été à 14 en automne.

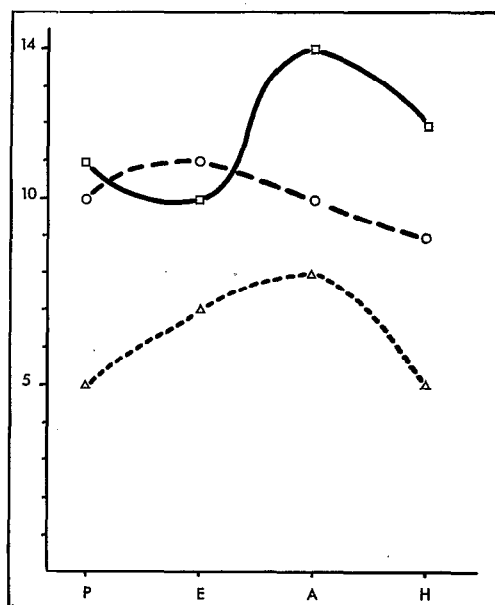


Fig. 1. — Variation saisonnière du nombre d'espèces dans les 3 zones.

□—□, zone pélagique
 ○---○ zone néritique externe
 △---△ zone néritique interne

Ainsi, durant toute l'année, le nombre d'espèces récoltées dans la zone néritique interne est inférieur à celui qui est observé dans les autres zones. Pendant l'automne et l'hiver les secteurs pélagique et néritique externe sont nettement séparés, le premier étant le plus riche en espèces. Par contre au printemps et en été la situation paraît confuse, le nombre des espèces dans les deux zones étant le même à une près.

VARIATION SAISONNIÈRE DE LA FRÉQUENCE DES PRINCIPALES ESPÈCES

Oikopleura longicauda (Vogt, 1854).

Cette espèce est présente dans toutes les pêches sauf trois, situées en été, aux stations 5, 6 et 8.

Megalocercus huxleyi (Ritter, 1905).

Dans la zone pélagique, nous rencontrons cette espèce dans plus de 60 % des prélèvements durant le printemps, l'été et l'automne. En hiver sa fréquence s'abaisse à 25 %. Dans la zone

néritique externe le maximum (69 %) se trouve en été et le minimum (18 %) au cours du printemps. Enfin dans la zone interne, le maximum de fréquence se situe en automne avec 80 % et le minimum au printemps (33 %).

Oikopleura fusiformis Fol, 1872.

Elle est présente dans toutes les pêches de printemps situées dans la zone pélagique. Le reste de l'année sa représentation a varié de 45 % en été à 87 % en automne. Dans les deux zones néritiques, elle est absente pendant la saison hivernale alors que sa fréquence maximale se situe au printemps ou en été.

Oikopleura rufescens Fol, 1872.

La fréquence de cette espèce est très différente suivant les aires de prélèvements et il y a un net gradient décroissant du large vers la côte. Ainsi, dans la zone pélagique le maximum est atteint en été avec 72 % alors que le reste de l'année sa représentation est égale à 50 %. Dans la zone néritique externe, le maximum est de 30 % en été et en automne, et le minimum de 12 % en hiver. Enfin dans la zone interne, *O. rufescens* est absente durant toute l'année sauf en automne où elle est présente dans 20 % des pêches effectuées.

Fritillaria pellucida Busch, 1851.

Elle est peu fréquente dans la zone pélagique puisque sa fréquence maximale est de 18 % seulement, en été. En automne et en hiver, elle est récoltée dans 12 % des prélèvements. Elle est complètement absente au printemps. Dans les deux zones néritiques elle est absente en hiver et ses fréquences les plus importantes se situent respectivement en été dans la zone externe avec 53 % et au printemps dans la zone interne avec 50 %.

Oikopleura dioica Fol, 1872.

Plus fréquente dans la zone pélagique que dans les zones néritiques. Dans la première, elle atteint son maximum au printemps avec 82 % de pêches positives, alors que son minimum se situe en automne avec 12 %. Dans la zone néritique externe, on la retrouve dans 38 % et 37 % des prélèvements en automne et en hiver et seulement dans 18 % au printemps et 7 % en été. Enfin dans la zone interne elle est absente en été et en automne ; sa fréquence est de 16 % au printemps et de 66 % en hiver.

Stegosoma magnum (Langerhans, 1880.)

Cette espèce est présente pendant toutes les saisons dans la zone pélagique et sa fréquence maximale se situe en automne avec 75 % alors que le minimum est de 27 % en été. Par contre, elle est absente en été dans la zone néritique externe ainsi qu'au printemps et en été dans la zone interne. Ses maxima se situent ici respectivement en automne avec 30 % et en hiver avec 33 %.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Dans deux cas précédents (FENAU, 1959 et 1969), nous avons pu effectuer, sur un important matériel d'Appendiculaires, des comptages numériques et des calculs de fréquence de capture. En Méditerranée, sur une année de pêche en surface (1957-1958) à Villefranche-sur-Mer, nous avons trouvé le classement suivant pour les 6 espèces les plus nombreuses et pour les 6 espèces les plus fréquentes, sur un total de 17 espèces récoltées (tableau n° III).

On voit que l'ordre varie dans les deux systèmes de classification mais que les deux groupes sont formés par les mêmes espèces.

Nous avons retrouvé le même phénomène dans l'analyse des pêches du « Kistna » de juin à août 1964 dans le golfe du Bengale. Ici encore, les 9 espèces les plus abondantes, sur un total de 26, sont également les plus fréquentes (tableau n° IV).

TABLEAU III. — Classement des 6 espèces principales de Villefranche-sur-Mer, sur un an de pêche

Nombre d'individus		Fréquence de récolte	
<i>O. longicauda</i>	25 569	<i>O. longicauda</i>	90 %
<i>O. dioica</i>	9 801	<i>O. fusiformis</i>	90 %
<i>O. fusiformis</i>	7 070	<i>O. dioica</i>	7 %
<i>F. pellucida</i>	3 737	<i>F. borealis</i>	6,5 %
<i>F. borealis</i>	3 125	<i>F. pellucida</i>	6 %
<i>O. cophocerca</i>	2 209	<i>O. cophocerca</i>	4 %

Dans les deux cas, le tiers des espèces récoltées forme un groupe dans lequel le classement par ordre de fréquence semble donner une bonne idée de l'importance quantitative de ce groupe. Il est donc probable qu'à Nosy Bé également, les 5 espèces les plus fréquentes : *O. longicauda*, *Meg. huxleyi*, *O. fusiformis*, *O. rufescens*, *F. pellucida*, doivent représenter la masse numérique la plus importante de la population annuelle des Appendiculaires.

TABLEAU IV. — Classement des espèces principales dans le golfe du Bengale. D'après les chiffres de FENAUX, 1969

Nombre d'individus		Fréquence de capture	
<i>O. longicauda</i>	23 547	<i>O. longicauda</i>	100 %
<i>O. rufescens</i>	6 772	<i>Meg. huxleyi</i>	96 %
<i>Meg. huxleyi</i>	3 798	<i>O. rufescens</i>	93 %
<i>O. fusiformis</i>	2 946	<i>O. cophocerca</i>	76 %
<i>F. borealis</i>	2 934	<i>O. fusiformis</i>	71 %
<i>Steg. magnum</i>	1 259	<i>O. intermedia</i>	48 %
<i>O. cophocerca</i>	1 204	<i>Steg. magnum</i>	47 %
<i>F. formica</i>	463	<i>F. formica</i>	47 %
<i>O. intermedia</i>	283	<i>F. borealis</i>	39 %

Les variations saisonnières climatiques à Nosy-Bé ont été résumées par FRONTIER (1966) : l'été, de la fin décembre au début de mai, est la saison des pluies. Il est caractérisé par une forte instabilité des conditions hydrologiques, une température élevée (28° à 30,5 °C) et une salinité faible (32,4 à 34,5 ‰). Durant l'automne, la température s'abaisse régulièrement alors que la salinité augmente. En hiver, août et septembre qui est la saison sèche, la température est relativement basse (25,3 à 26,6 °C) alors que la salinité atteint les plus hautes valeurs de l'année (35,1 à 35,2 ‰) et qu'une stabilité hydrologique s'installe. Le printemps qui suit est accompagné par une remontée de la température sans grande variation de la salinité.

Nous avons constaté (tableau n° I) que la fréquence des espèces varie assez largement suivant les saisons. L'amplitude de ces variations est cependant beaucoup plus atténuée que celles qui ont été observées en Méditerranée occidentale (fig. 2 A et B). Nous savons d'autre part que les modifications de température ont généralement une influence, directe ou indirecte, très visible sur les populations d'Appendiculaires (FENAUX, 1959, 1963 et 1968) et que cet effet semble proportionnel à l'intensité de ces variations. Le fait que l'amplitude moyenne des variations saisonnières des températures de surface à Nosy-Bé est de 5 °C environ, alors qu'elle est souvent supérieure à 10 °C à Villefranche, peut expliquer l'allure aplatie des courbes de variations.

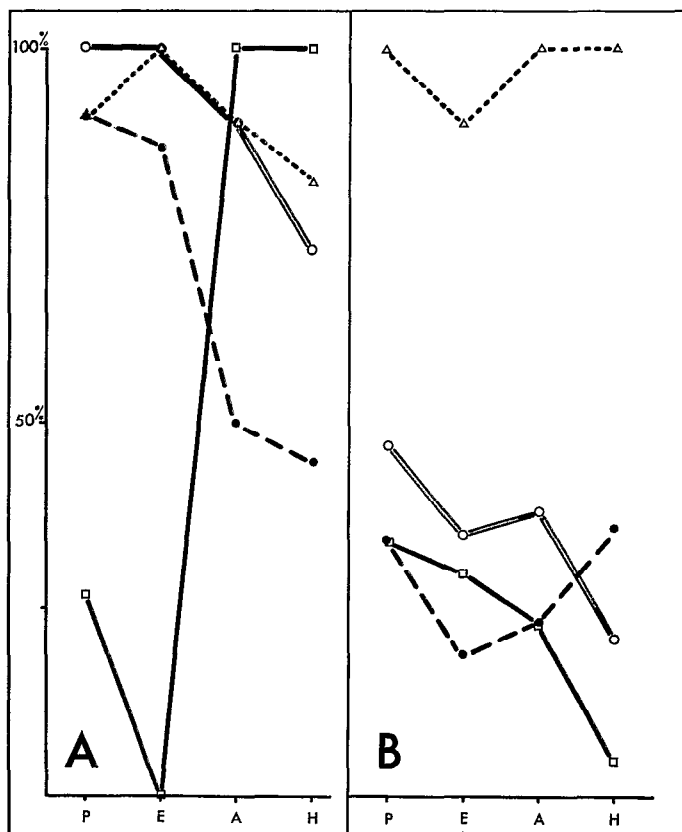


Fig. 2. — Variation saisonnière de la fréquence de quelques espèces communes. A : en Méditerranée ; B : dans l'océan Indien (Nosy-Bé).

□—□ *F. pellucida*
 ○—○ *O. dioica*
 △—△ *O. longicauda*
 ●—● *O. fusiformis*

Nous avons également montré, dans les publications précédemment citées que les Oikopleures, sauf *O. cophocerca* sont surtout bien représentées dans les eaux chaudes et les Fritillaires, sauf *F. megachile*, dans les eaux froides. S'il est difficile de parler d'eaux froides à Nosy-Bé il y a néanmoins un abaissement de la température pendant l'hiver austral. D'après le schéma observé en Méditerranée, on serait en droit d'attendre un minimum de fréquence d'Oikopleures et un maximum de Fritillaires durant cette période. L'examen de la figure 2 B nous montre qu'il n'en est rien. Sur cette figure nous avons tracé les variations saisonnières de la fréquence pour 4 espèces *O. longicauda*, *O. dioica*, *O. fusiformis*, et *F. pellucida* qui font partie, aussi bien à Villefranche-sur-Mer qu'à Nosy-Bé, du groupe des Appendiculaires les plus fréquents. Contrairement à ce que nous avons observé à Villefranche-sur-Mer (fig. 2 A), *O. longicauda* et *O. dioica* ont, à Nosy-Bé, un maximum de fréquence lorsque les températures sont les plus basses. *F. pellucida* par contre a son minimum de fréquence pendant la même période, ce qui va également à l'encontre de nos observations en Méditerranée. Seule *O. fusiformis* montre des variations saisonnières qui ont le même sens dans les deux régions puisque, dans les deux cas, le maximum est situé au printemps ou en été et le minimum en hiver.

Ainsi, comme cela avait été constaté dans les régions tempérées, il existe dans cette région tropicale de l'océan Indien, des variations saisonnières. Certaines espèces se retrouvent en toutes

saisons, mais leur fréquence varie, alors que d'autres sont strictement localisées dans le temps. Il est probable que le nombre des individus subisse également des fluctuations sensibles. Cependant, les amplitudes de ces différentes variations sont nettement moins fortes à Nosy-Bé qu'à Villefranche. De plus, le sens de l'évolution saisonnière de la fréquence est non seulement différent dans les 2 régions, pour un certain nombre d'espèces, mais il semble même absolument opposé. Il est possible que cette apparente contradiction provienne du fait que l'influence de la température se fasse sentir non pas sur les Appendiculaires mais sur la qualité et la quantité du nanoplancton qui leur sert de nourriture. Celui-ci pourrait être différent dans les deux régions considérées et par conséquent avoir des conditions optimales de développement également différentes.

BIBLIOGRAPHIE

- FÉNAUX (R.), 1959. — Observations écologiques sur les Appendiculaires du plancton de surface dans la baie de Villefranche-sur-Mer. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 56, n° 1141, 26 p.
- FÉNAUX (R.), 1964. — Les Appendiculaires de la troisième campagne du Commandant Robert-Giraud en mer d'Arabie. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 62, n° 1302, 14 p.
- FÉNAUX (R.), 1969. — Les Appendiculaires du golfe du Bengale. Expédition internationale de l'océan Indien (Croisières du « Kistna » juin-août 1964). *Mar. Biol.*, 2 (3), 252-263.
- FÉNAUX (R.), 1968. — Distribution verticale de la fréquence chez quelques Appendiculaires. *Rapp. Comm. International. Mer Médit.*, 19 (3), 513-515.
- FRONTIER (S.), 1966. — Zooplancton de la région de Nosy-Bé. I. Programme des récoltes et techniques d'études. II. Plancton de surface aux stations 5 et 10. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.* vol. IV, n° 3, 3-36.
- TOKIOKA (T.), 1955. — A small collection of chaetognaths and pelagic tunicates from the north eastern part of the Indian Ocean. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, 5 (1), 74-78.
- TOKIOKA (T.), 1956. — On chaetognaths and appendicularians collected in the central part of the Indian Ocean. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, 5 (2), 197-202.