

# Présentation du milieu et des espèces

THÉOPHILE RAFALIMANANA,  
ALAIN CAVERIVIÈRE



© C. Chaboud/IRD

## Introduction

Cette présentation du milieu et des espèces a pour but de situer les ressources naturelles en crevettes de Madagascar dans leur environnement. Elle entend contribuer à la compréhension d'ensemble des facteurs environnementaux de l'abondance et de la répartition de ces ressources, avant que certains ne soient étudiés de manière plus détaillée dans d'autres contributions. Indiquons d'ores et déjà qu'il s'agit de ressources côtières vivant dans des milieux à relativement haute productivité, sur des fonds vaseux à sablo-vaseux souvent turbides, et que les apports d'eaux douces et les forêts de palétuviers (mangroves) bordant les estuaires et certaines zones touchées par le balancement des marées (zone intertidale) jouent un rôle important, variable suivant les espèces.

## Conditions physiques et hydroclimatiques

### Le milieu physique

#### *Topographie*

L'île de Madagascar s'étend du nord au sud sur 1 650 km et se situe entre 11°57' et 25°39' de latitude sud. Elle est traversée par le tropique du

Capricorne et séparée de l'Afrique orientale par le canal du Mozambique d'une largeur d'environ 400 km.

Madagascar dispose d'un plateau continental qui s'étend jusqu'à l'isobathe des 200 mètres et représente une superficie d'environ 117 000 km<sup>2</sup>. Ce plateau continental est relativement large sur la côte ouest, où il s'étale entre 30 et 60 milles de la côte, et étroit sur la côte est (3 à 5 milles, sauf dans la baie d'Antongil où il est beaucoup plus vaste).

L'île de Madagascar se caractérise par une dissymétrie qui oppose l'est et l'ouest (fig. 1).

On peut distinguer deux grands secteurs littoraux à l'ouest :

- du cap Sainte-Marie au cap Saint-André, soit de l'extrême sud vers le nord, s'étend une côte basse (sauf le cap Sainte-Marie lui-même, ainsi que la baie de St-Augustin près de la ville de Toliara) caractérisée par des cordons littoraux, mal pourvue en mouillage en dehors de quelques grandes embouchures (Onilahy, Mangoky et Tsiribihina) et marquée par un climat sec ;
- du cap St-André jusqu'au cap d'Ambre, situé à l'extrême nord, s'étire un secteur moins plat, beaucoup plus découpé, notamment par de nombreux estuaires et baies, et surtout plus humide.

Le littoral oriental a un caractère rectiligne (à l'exception de la baie d'Antongil), surtout entre Tolagnaro (Fort Dauphin) et Toamasina (Tamatave), et est bordé par une suite quasiment ininterrompue de cordons littoraux. Les lagunes sont peu soumises aux influences marines en raison d'une faible amplitude des marées et de graus bouchés.

### *Nature des fonds*

Les crevettes côtières de Madagascar affectionnent les petits fonds vaseux ou sablo-vaseux du plateau continental. Ces fonds se rencontrent essentiellement sur la côte ouest de Madagascar entre Morondava au sud-ouest et le cap Saint-Sébastien au nord. Dans cette vaste région, ils sont souvent limités au sud par des hauts-fonds coralliens situés entre 10 et 20 mètres de profondeur et entre 5 et 15 milles de la côte ; les hauts-fonds madréporiques sont un peu plus profonds au centre et vers le nord, s'élevant sur des fonds de 20 à 40 m. Quelques fonds meubles existent sur la côte est, dans la baie d'Antongil et aussi le long de la côte rectiligne qui s'étale plus au sud, limités alors aux débouchés des fleuves et par la faible largeur du plateau continental.

D'autres zones ne sont pas propices aux crevettes et à leur pêche. Il s'agit des côtes nord-est, entre le cap d'Ambre et la baie d'Antongil, et sud-ouest (au sud de Morombe), zones où le plateau continental est très étroit avec une barrière récifale s'étendant de la côte jusqu'à 5 milles au large ; il y a aussi la partie sud de Madagascar, où le banc de l'Étoile, plate-forme de socle rocheux, s'enfoncé en cascades successives jusqu'à une distance de 30 milles de la côte.

### *Les mangroves*

La mangrove est la formation de palétuviers établie dans la zone de balancement des marées de tous les littoraux tropicaux. À Madagascar, cette forma-

tion arborée couvre environ 320 000 hectares (ILTIS, 1995), essentiellement sur la côte ouest avec 98 % de la superficie totale (fig. 1). On dénombre huit espèces de palétuviers, identiques à celles de la côte de l'Afrique de l'Est. Les mangroves les plus étendues sont celles des estuaires des grands fleuves, dont elles occupent les rives et les bancs de vase (soit du nord au sud : Mahavavy du Nord, Ifasy, Mahajamba, Betsiboka, Mahavavy du Sud, Tsiribihina, Mangoky). Sur la côte est, la mangrove est réduite à quelques bosquets de palétuviers installés aux embouchures fluviales et aux passes des lagunes, par suite de la faiblesse du marnage des marées (LEBIGRE, 1990).

Une forte production primaire est observée dans les baies et les estuaires à forte couverture de palétuviers de la côte occidentale de Madagascar. La mangrove apporte beaucoup de matière organique par dégradation des feuilles et des troncs. Cet écosystème particulier a une importance halieutique et écologique bien reconnue, la faune y est abondante et c'est notamment une zone de nurserie pour les crevettes juvéniles côtières de la famille des Penaeidae. Un chapitre de cet ouvrage (Voisin et Sandon) traitera particulièrement des relations entre les types et superficies des mangroves avec la pêche des crevettes.

## **Les conditions climatiques et hydrologiques**

Les conditions de l'environnement ont une grande influence sur les écophases des crevettes, notamment sur leurs distributions géographique et bathymétrique, la survie des larves et juvéniles, la croissance, la reproduction, ...

### *Les conditions climatiques*

Pendant l'hiver austral (de mai à octobre), la ceinture anticyclonique tropicale, qui peut être plus ou moins perturbée par le passage de dépressions d'ouest en est, entraîne sur Madagascar un régime d'alizés d'est à sud-est pour la région de Nosy-Bé (côte nord-ouest), ou d'est à nord-ouest pour la région de Mahajanga (côte ouest). Sur la côte sud-ouest, le régime d'alizés est établi, mais les alternances de brises de terre et de mer sont plus marquées que sur la côte nord-ouest (CROSNIER, 1965).

Pendant l'été austral (de novembre à avril), la zone de convergence intertropicale étend son influence sur Madagascar. Le régime d'alizés devient moins régulier et une instabilité orageuse se développe. L'alizé du sud-est est contrarié par la mousson du nord-est qui provoque une houle de nord-est. C'est au cours de cette saison pluvieuse que les dépressions et cyclones tropicaux peuvent se produire à Madagascar. Ceux-ci rendent la navigation plus périlleuse et la côte orientale est la plus exposée.

Globalement, le climat est donc caractérisé par l'alternance d'une saison relativement fraîche et sèche de mai à octobre et d'une saison chaude et pluvieuse de novembre à avril. Toutefois, des variations selon les façades maritimes et les situations géographiques sont observées (fig. 2) :

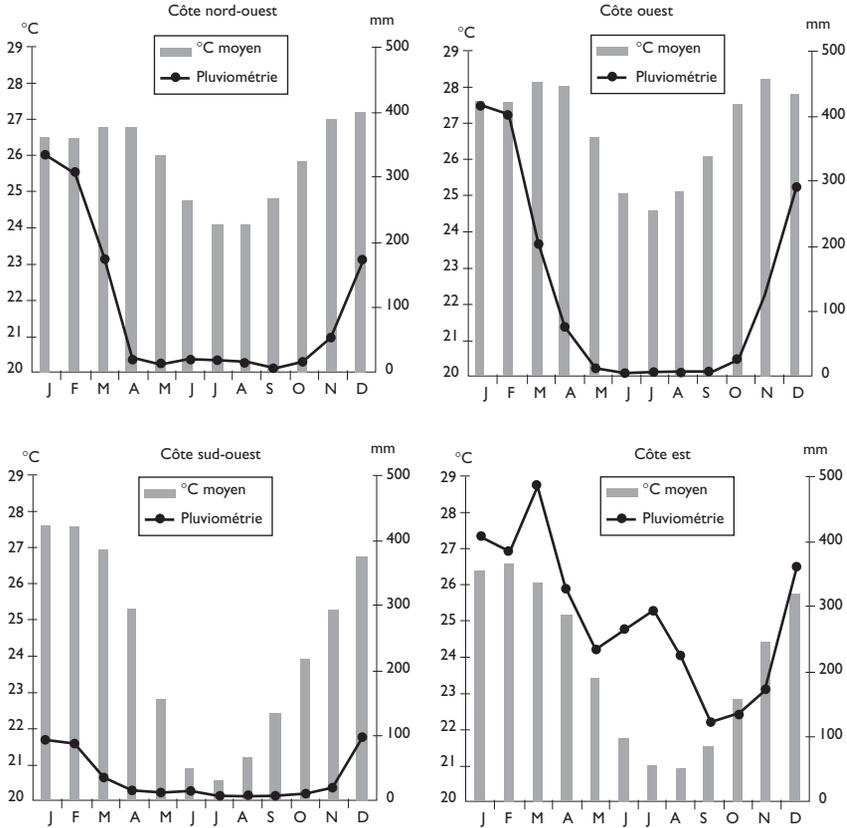


Fig. 2  
 Température de l'air et pluviométrie moyenne mensuelle (1990-1999)  
 (Source : Météorologie nationale, d'après RAFALIMANANA, 2003).

- la côte nord-ouest est caractérisée par des amplitudes thermiques peu marquées. Toute l'année, le climat est chaud et humide, bien que les précipitations soient faibles en saison sèche. La période des pluies les plus abondantes, avec des risques de cyclones, se situe de novembre à mars.
- la côte ouest présente également une température élevée toute l'année. On note la présence de deux saisons plus marquées : la saison chaude et pluvieuse qui s'étend d'octobre à mars et la saison chaude et sèche qui s'étend d'avril à septembre.
- la côte sud-ouest présente des températures parfois élevées, mais l'amplitude thermique y est beaucoup plus forte qu'ailleurs, avec une importante différenciation saisonnière (saison froide marquée). Le climat est sec pratiquement toute l'année.
- la côte est présente un climat relativement chaud et humide, avec des précipitations importantes à toute période de l'année, une saisonnalité y existe cependant. Cette région présente également plus de risques cycloniques de novembre à mars.

La température et les précipitations ont une certaine influence indirecte sur les activités de pêche, par exemple la salinité côtière qui en dépend influe sur la disponibilité des crevettes aux différents types de pêche. Le régime saisonnier des vents régit dans une certaine mesure les possibilités de chalutage et de sorties en mer des pêcheurs piroguiers.

### ***Les conditions hydrologiques***

Les eaux qui baignent les côtes malgaches sont chaudes et généralement très pauvres en éléments nutritifs dissous venant des grandes profondeurs.

Les baies et les estuaires, en particulier ceux qui découpent la côte nord-ouest, fonctionnent par ailleurs – grâce à un système de circulation à deux couches de mouvements opposés – comme des trappes à matières organiques qui s'accumulent et se minéralisent au ras de la côte. Cette richesse organique est à la base de la forte productivité en crevettes constatée dans ces lieux.

Les principaux paramètres liés à l'eau, qui vont régir les écosystèmes estuaire-mer, sont le niveau de l'eau, le degré de salinité et le degré de turbidité.

Le mélange des eaux terrestres et marines est en perpétuel changement et se trouve sous les influences saisonnières :

- pour les eaux de mer :
  - des cycles de marées quotidiennes ;
  - du cycle lunaire de mortes et vives eaux tous les 14 jours ;
  - du cycle annuel de fortes marées d'équinoxe et de solstice.
- pour les eaux douces :
  - du bilan des pluies de l'année recueillies sur les bassins versants et dont dépend le débit moyen des fleuves ;
  - de l'intensité des précipitations torrentielles en saison des pluies, qui engendrent chaque année des crues.

### ***Le cycle de marée lunaire***

L'ensemble des côtes est soumis à un régime de marées semi-diurnes, deux marées hautes et basses séparées les unes des autres de 6 h 15 mn environ. Le marnage est faible à l'est et au sud (50 cm à 1 m de marnage en vives eaux sur la côte est), mais il est relativement important sur la côte ouest où il diminue cependant du nord au sud. À l'ouest, le marnage est compris entre 0,5 mètre en mortes eaux et 4,2 mètres en vives eaux (partie nord).

### ***Les apports d'eau douce***

Les fleuves et rivières de Madagascar (fig. 1) sont soumis à un régime tropical humide et les précipitations sont les plus abondantes sur la côte est. Sur la côte ouest, saison sèche et saison des pluies sont bien marquées (CHAPERON *et al.*, 1993). Les répartitions mensuelles des précipitations selon les régions sont représentées sur la figure 2. Les estuaires reçoivent les eaux issues d'un bassin versant spécifique. Beaucoup de bassins, d'importances inégales en étendue et en volume d'eau drainée, sont répertoriés sur les versants ouest de Madagascar. Les fleuves qui capturent les eaux des bassins fluviaux se jettent

dans les baies, les deltas, estuaires ou lagunes. La Betsiboka est le premier fleuve de Madagascar par la surface de son bassin versant (en y incluant la Mahajamba, dont les eaux de la majeure partie du bassin versant sont actuellement capturées par la Betsiboka) et le volume d'eau écoulé annuellement. Elle forme un delta important à travers une forêt dense de palétuviers, avant de se jeter dans l'estuaire de Bombetoka. Le bassin du Mangoky est le deuxième par la superficie. La Tsiribihina est le troisième fleuve par la superficie de son bassin versant et probablement le deuxième par le volume d'eau annuel écoulé, il se jette en mer par un immense delta. À noter également le bassin de la Manambolo, qui se jette directement dans le canal du Mozambique par un delta à peine marqué. Les principaux autres fleuves se jettent dans une baie spécifique.

#### **La température et la salinité des eaux côtières**

La température et la salinité sont deux paramètres essentiels dans l'étude des ressources halieutiques, qui conditionnent directement la croissance des animaux. La température a une influence directe sur la croissance ; une crevette d'élevage de l'espèce *P. monodon* grossit deux fois plus vite à 28 °C qu'à 24 °C (TOUSSAINT *et al.*, 1994). La salinité a également une influence sur la croissance des animaux, le point iso-osmotique des crevettes se situant autour de 20 ‰ (TOUSSAINT *et al.*, 1994). De plus, les conditions d'eaux saumâtres sont plutôt favorables au développement d'une forte productivité naturelle (alimentation des crevettes).

Dans les eaux très côtières de la côte ouest où se pratique la pêche traditionnelle, le facteur de différenciation des deux périodes climatiques est la pluviométrie et le débit des fleuves, dont les apports d'eau douce se traduisent par une forte dessalure des eaux en février (de 5 à 20 ‰) et par une salinité maximale en novembre (de 30 à 35 ‰). Une série de mesures récentes (1997-2000) concernant la salinité de l'eau a été réalisée dans des lieux où se pratique la pêche traditionnelle et/ou au niveau de la prise d'eau des fermes de crevette-culture (fig. 3). Dans l'ensemble, les mesures ont été réalisées chaque jour à marée haute.

Les salinités moyennes mensuelles les plus faibles sont observées au mois de février où il y a certainement une influence directe des précipitations. La salinité moyenne mensuelle croît rapidement jusqu'au mois de mai. Elle augmente ensuite régulièrement pour atteindre une valeur maximale de 30 à 35 ‰ au mois de novembre, puis diminue brusquement. Cette saisonnalité est surtout marquée dans les baies des zones nord et nord-ouest, où la pluviométrie est abondante. Dans la zone sud, la variation saisonnière de la salinité est moins importante.

Un peu plus au large, donc en zone de pêche industrielle, la différence entre les températures du mois le plus chaud et du mois le plus froid est plus marquée au sud qu'au nord (fig. 4). Un phénomène similaire est également constaté en ce qui concerne la salinité, où la baisse de la valeur moyenne minimale atteinte au mois de février est plus marquée au sud qu'au nord. Au nord,



*L'estuaire du fleuve Mangoky,  
limite sud de la pêche sur la côte ouest.*

© C. Chaboud/IRD



*Collecte auprès de la pêche traditionnelle  
en baie de Narindra.*

© G. Schumacher/Sogediproma

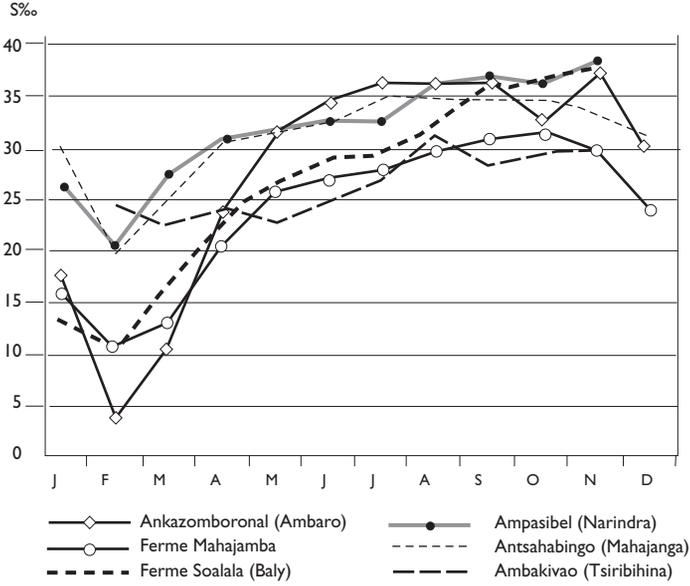


Fig. 3

Variations saisonnières de la salinité moyenne dans les différentes zones de pêche traditionnelle (données 1998-1999 archivées au PNRC).

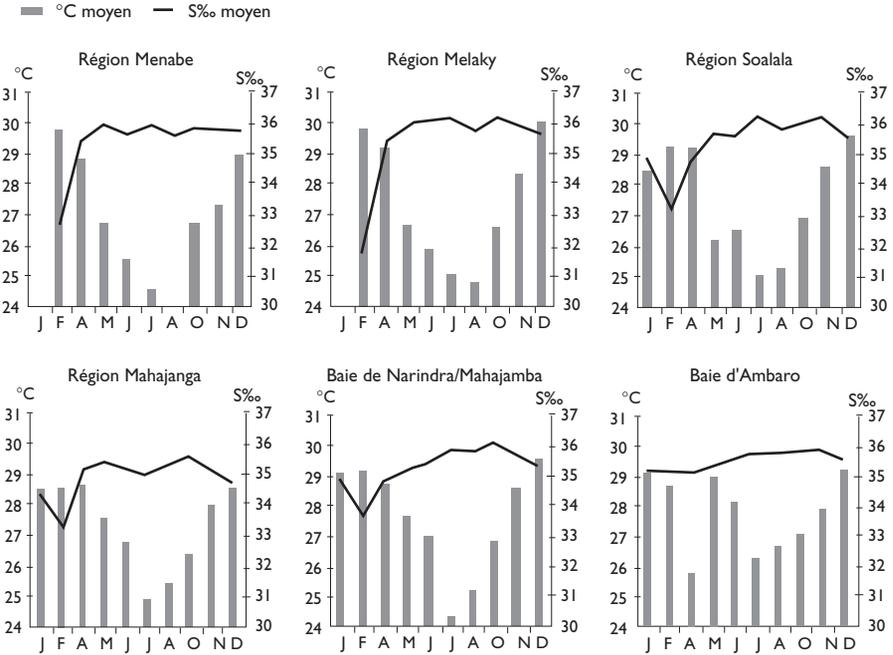


Fig. 4

Températures et salinités mensuelles moyennes des eaux de fond des zones chalutées du Sud au Nord (Source : Campagne de chalutage 2000-2001).

la valeur moyenne est entre 35 et 36 ‰ tout au long de l'année. En dehors des grandes périodes de pluie, la salinité moyenne oscille autour de 35 ‰ dans la région de Mahajanga et aux environs de 36 ‰ dans les zones sud. Au vu de l'amplitude des différences entre températures et salinités, et par comparaison avec les eaux très côtières, la saisonnalité dans la zone côtière exploitée par les crevettiers est surtout thermique.

## Les espèces et leurs caractéristiques biologiques et écologiques

### Position systématique

Les crevettes appartiennent à l'embranchement des arthropodes, à la classe des crustacés et à l'ordre des décapodes. Les décapodes constituent l'ordre le plus important des crustacés par le nombre des espèces et contiennent toutes les espèces comestibles (crevettes, homards, langoustes, langoustines, écrevisses, crabes,...).

Les crevettes côtières de Madagascar appartiennent au groupe des crevettes pénéides (infraordre des Penaeidea), à l'exception d'une toute petite crevette d'estuaire. Les crevettes pénéides abandonnent leurs œufs dans l'eau, ce qui les distingue des autres groupes de décapodes qui les portent attachés sous l'abdomen jusqu'à l'éclosion. Les crevettes pénéides sont dénommées en anglais « shrimps » ou « prawns », en espagnol « camarón » ou « gamba » ou « langostino » et en portugais « camarão ». Les crevettes pénéides sont classées de la manière suivante (PÉREZ FARFANTE et KENSLEY, 1997) :

Embranchement : Arthropoda

Super-classe : Crustacea (Pennant, 1777)

Classe : Malacostraca (Latreille, 1806)

Ordre : Decapoda (Latreille, 1803)

Sous-ordre : Dendrobranchiata (Bate, 1888)

Super-famille : Penaeoidea (Rafinesque-Schmaltz, 1815)

Famille : Penaeidae (Rafinesque-Schmaltz, 1815)

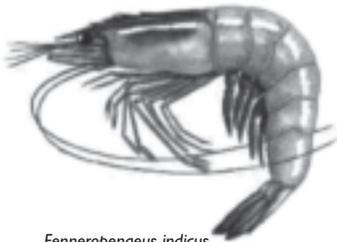
Solenoceridae (Wood-Mason, 1891)

Sicyoniidae (Ortmann, 1898)

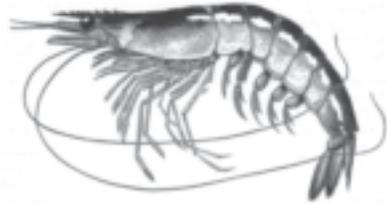
Plus d'une dizaine de crevettes pénéides seraient présentes à Madagascar (RAFALIMANANA, 2003). Au niveau de la pêche commerciale industrielle, il apparaît que cinq espèces constituent l'essentiel des débarquements, dont trois en quantité importante. Elles sont indiquées ci-dessous, d'après la nomenclature du Muséum national d'histoire naturelle (PÉREZ FARFANTE et KENSLEY, 1997), où des sous-genres ont été élevés au rang de genre :

- *Fenneropenaeus indicus* (H. Milne Edwards, 1837), anciennement *Penaeus indicus* ;
- *Metapenaeus monoceros* (Fabricius, 1798) ;
- *Penaeus semisulcatus* (De Haan, 1844) ;
- *Penaeus monodon* (Fabricius, 1798) ;
- *Marsupenaeus japonicus* (Bate, 1888), anciennement *Penaeus japonicus*.

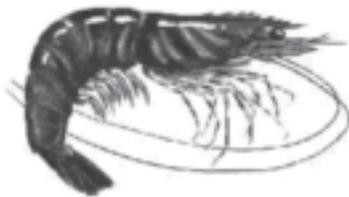
Les trois premières sont pêchées en quantités importantes, les deux dernières sont beaucoup moins abondantes mais à forte valeur marchande, en particulier les adultes de *P. monodon* (crevette géante tigrée). Ces cinq espèces sont représentées sur la figure 5 avec leurs appellations commerciales à Madagascar.



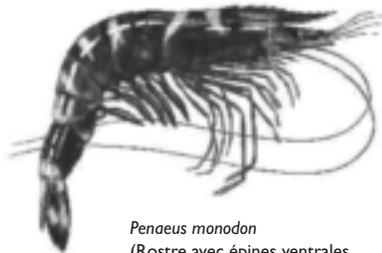
*Fenneropenaeus indicus*  
(Rostre avec épines ventrales,  
corps lisse, couleur blanchâtre)  
« White »



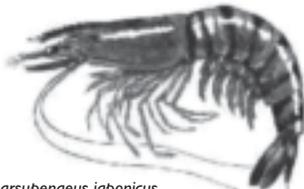
*Metapenaeus monoceros*  
(Rostre sans épine ventrale,  
corps à poils fins, couleur rose)  
« Pink » ou « Brown »



*Penaeus semisulcatus*  
(Rostre avec épines ventrales,  
corps lisse, couleur vert clair et  
vert sombre alternées)  
« Flower », « Brown » ou « Tiger »



*Penaeus monodon*  
(Rostre avec épines ventrales,  
corps lisse, couleur violacée)  
« Black Tiger » ou « Camarón »



*Marsupenaeus japonicus*  
(Rostre avec épines ventrales,  
corps lisse, couleur jaunâtre, uropodes bleu jaune)  
« Tiger » ou « Kuruma »

Fig. 5

Principales espèces de crevettes rencontrées à Madagascar,  
avec leurs appellations commerciales.

(Photos Scandinavian Fishing Year Book)

Une autre espèce de crevette pénéide, *Metapenaeus stebbingi* (Nobilis, 1904), est présente en quantité très faible dans les traits de chalut. Elle peut être un peu plus abondante en estuaire. En raison de sa petite taille, elle est souvent confondue avec des juvéniles de *M. monoceros*.

Pour finir, il existe aussi une toute petite crevette non pénéide, présente près de la côte et dans les estuaires. Il s'agit de la crevette Sergestidae *Acetes erythraeus*, appelée localement *tsivakihiny* et pêchée à l'aide de filets en moustiquaire ou parfois de pagnes. LE RESTE (1970) a étudié sa biologie dans la baie d'Ambaro.

### Distribution géographique

Les cinq principales espèces côtières sont présentes sur les façades est et ouest de Madagascar ; par contre, elles sont rares ou inexistantes dans le grand Sud. *F. indicus* se pêche cependant dans l'estuaire de l'Onilahy, à côté de Toliara, et dans les eaux lagunaires de la région de Tolagnaro.

Au niveau mondial, la distribution géographique de ces espèces est largement étendue dans l'océan Indien et le Pacifique ouest. *F. indicus*, *P. semisulcatus*, *M. japonicus* et *P. monodon* s'observent au moins jusqu'au Japon. *M. monoceros* et *P. japonicus* ont atteint la Méditerranée par l'intermédiaire du canal de Suez.

### Distribution bathymétrique

RAFALIMANANA (2003) a étudié, à partir d'une grande campagne de chalutages scientifiques au chalut d'essai (*try net*) réalisée en 2000 et 2001<sup>1</sup> sur la côte ouest, la composition spécifique des captures par strate bathymétrique suivant la saison de pêche (haute ou basse) pour les trois principales espèces de crevettes exploitées (fig. 6). La distribution apparaît continue sur toutes les profondeurs pour toutes les espèces. *F. indicus* est particulièrement abondante dans les bandes inférieures à 10 mètres et elle se raréfie à mesure que la profondeur augmente. Par contre, *P. semisulcatus* se rencontre en plus grandes quantités à partir de 20 m de profondeur.

Pendant la période de haute saison, une quantité relativement importante de *F. indicus* est encore pêchée dans la bande de 20-30 m, elle devient presque nulle à partir de cette profondeur pendant la basse saison.

On peut en déduire que la pêche au-delà de 30 m n'apparaît plus intéressante pour les professionnels du fait des faibles rendements observés.

### Cycle biologique

La plupart des crevettes pénéides ont un cycle amphibiotique alternant une phase marine et une phase estuarienne. De nombreuses études ont été faites sur les cycles biologiques des crevettes pénéides côtières : sur les côtes ouest-américaines (GROSS, 1973 ; EDWARDS, 1978), sur les côtes est-américaines

1. 2 540 traits au chalut d'essai ont été réalisés sur des radiales séparées de 20' de latitude et comportant 4 strates bathymétriques s'échelonnant de 5 à 35 mètres.

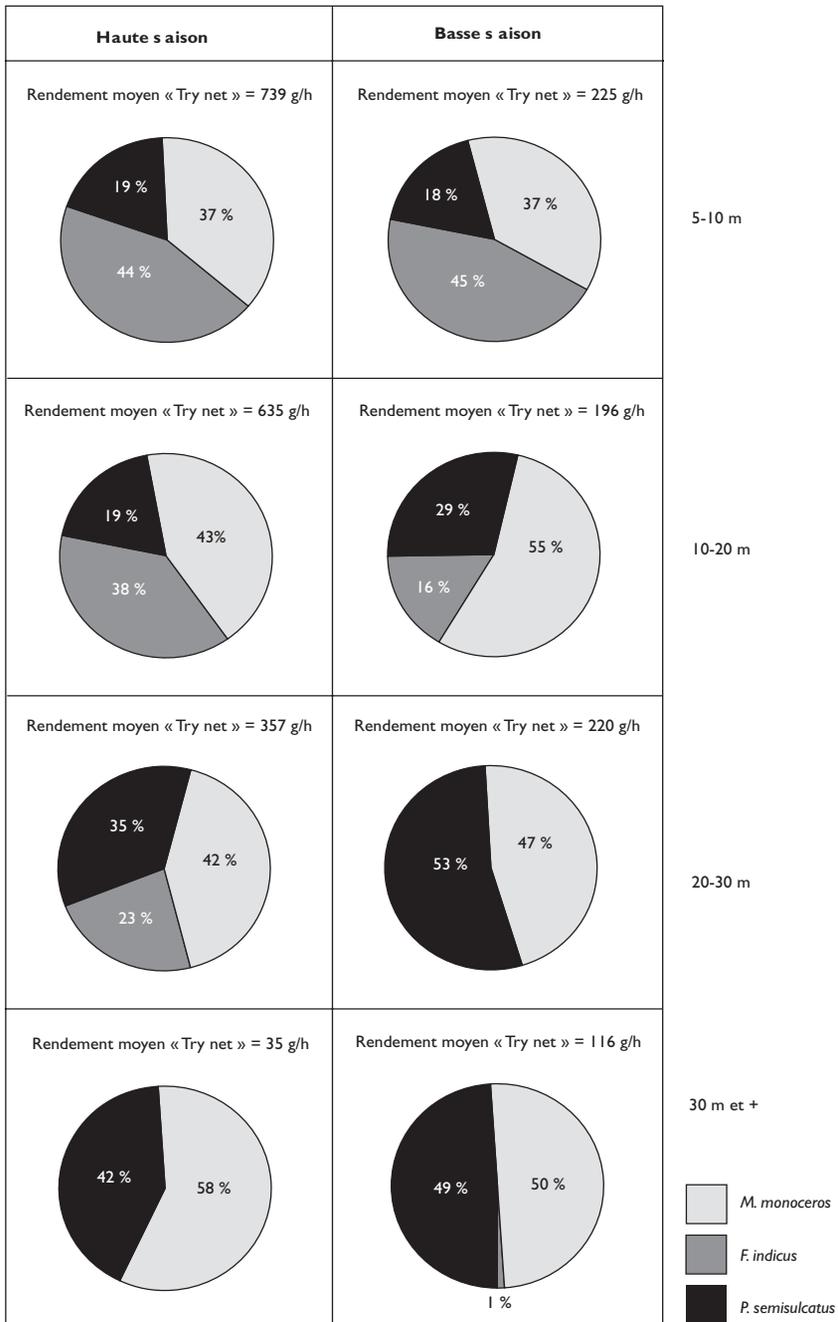


Fig. 6

Composition spécifique moyenne des captures par saison et par strate bathymétrique pour les trois principales espèces de crevettes exploitées sur la côte ouest de Madagascar. Haute saison : décembre à mai ; basse saison : juin à novembre.

(Source : RAFALIMANANA, 2003).

(PÉREZ FARFANTE, 1969), aux Indes (JONES, 1969), au Japon, sur la côte nord-ouest de Madagascar (MARCILLE, 1978), et sur la côte ouest-africaine (GARCIA et LHOMME, 1977). Les différents stades du cycle biologique des crevettes pénéides des plateaux continentaux se schématisent de la façon suivante (fig. 7) : les femelles pondent des œufs au niveau du fond et en mer vers le large. De ces œufs éclosent des larves planctoniques au stade « nauplius ». Le développement larvaire s'effectue à travers plusieurs stades successifs : cinq stades « nauplius », trois stades « protozoe » et trois stades « mysis ». La dernière « mysis » subit une mue qui la transforme en postlarve. Les premiers stades postlarves sont encore planctoniques, mais les suivants sont semi-benthiques. Les postlarves pénètrent dans les estuaires ou se rapprochent de la côte. Lorsque les crevettes ont acquis leur formule rostrale définitive, elles sont qualifiées de « juvéniles ». À ce stade, les crevettes quittent le milieu estuarien et migrent vers les zones intertidales (zone de balancement des marées). Elles sont appelées « subadultes » lorsque les organes sexuels externes (petasma chez les mâles et thelycum chez les femelles) sont entièrement formés. Les crevettes retournent en mer lorsqu'elles atteignent une dizaine de centimètres.

Le cycle de vie des crevettes pénéides tropicales est relativement court, aux environs de 18 mois. Ce sont des espèces à croissance rapide.

Les crevettes pénéides peuvent avoir une très grande adaptabilité à des conditions de milieu très diverses. La tolérance aux variations du milieu est plus grande chez les adultes que chez les jeunes. En effet, des crevettes de grande taille peuvent se rencontrer dans les zones intertidales, mais les très jeunes se trouvent rarement en pleine mer. *Farfantepenaeus notialis* juvénile habite

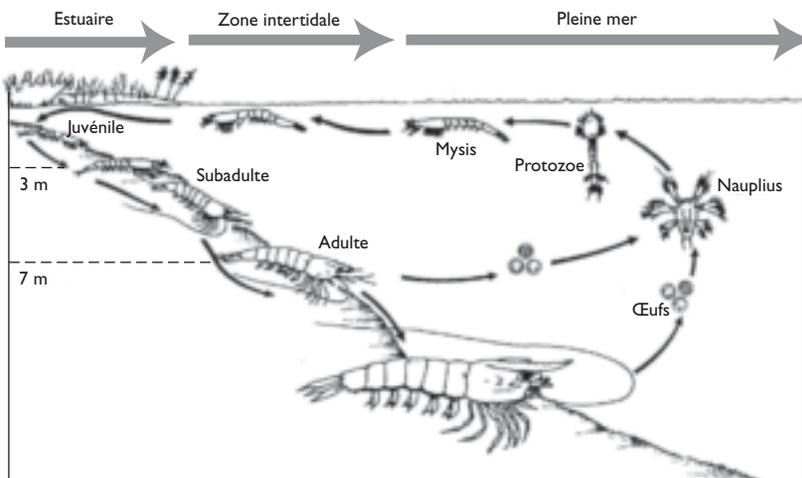


Fig. 7

Schéma du cycle vital des crevettes pénéides.

(Source : MOTOH, 1981, modifié par RAFALIMANANA, 2003).

dans des eaux presque douces, mais également dans des estuaires sursalés (GARCIA et LHOMME, 1977). GARCIA et LE RESTE (1981) citent le cas des *Penaeus semisulcatus* du golfe entre l'Iran et l'Arabie Saoudite (BASSON *et al.*, 1977) où les larves ne sont jamais rencontrées dans l'estuaire. *Melicertus latiusulcatus* et *Penaeus esculentus* ont leurs nourriceries dans la zone littorale marine (KIRKEGAARD et WALKER, 1969).

Pour les crevettes côtières de Madagascar, les nombreuses observations effectuées en baie d'Ambaro (CROSNIER, 1965 ; LE RESTE et MARCILLE, 1976 a ; LE RESTE, 1978) indiquent que *Fenneropenaeus indicus* est l'espèce où le phénomène de migration estuaire-zone intertidale-mer ouverte est le plus net. La taille et l'âge moyens à la migration ( $L_{\text{mig}50}$ ) seraient de (ANONYME, 1989) :

- 9 mm LC<sup>2</sup> (1,5 mois) pour le passage vers la zone intertidale ;
- 28 mm LC pour les femelles (4,5 mois) migrant vers la mer ;
- 24 mm LC pour les mâles (4,5 mois) migrant vers la mer.

LE RESTE et MARCILLE (1976 a) ont observé également le phénomène de migration estuaire-zone intertidale-mer chez les *Metapenaeus monoceros*.

### **Périodes de reproduction et recrutement dans les pêcheries**

Les crevettes sont très prolifiques ; chaque femelle peut pondre jusqu'à 500 000, voire un million, d'œufs suivant les conditions du milieu et la taille de l'animal. Cette grande fécondité fait que la ressource est assez robuste, de sorte que la pression de pêche ne mettra en péril le potentiel de reproduction de la ressource (surexploitation de recrutement) que pour des niveaux particulièrement élevés. Toutefois, la survie des larves est très variable suivant les conditions du milieu.

Chez les crevettes pénéides tropicales, la reproduction au niveau de la population est pratiquement continue, mais des pics de reproduction sont observés sur certaines périodes. Pour *F. indicus*, deux périodes principales de ponte sont observées (LE RESTE et MARCILLE, 1976 a) : l'une en octobre/novembre (génération « A ») et l'autre en mars/avril (génération « B »). Pour *M. monoceros*, une période de ponte est observée en septembre/octobre et une autre en mai (LE RESTE et MARCILLE, 1976 b).

LE RESTE (1978) a particulièrement étudié le cycle de reproduction de l'espèce *F. indicus* dans la zone nord-ouest de Madagascar et ses relations avec l'importance de la pêche (fig. 8).

Il existe au cours d'une année une alternance de deux générations. La première (A) est issue de pontes relativement modestes entre septembre et décembre, avec un maximum en octobre-novembre. Les crevettes de cette génération rencontrent tout au long de leur développement des conditions exceptionnellement favorables (croissance, nourriture, courants) et bénéficient ainsi d'un taux de mortalité faible. Il en résulte qu'un grand nombre

2. LC : Longueur céphalothoracique mesurée entre le creux orbitaire et le bord postérieur de la carapace.

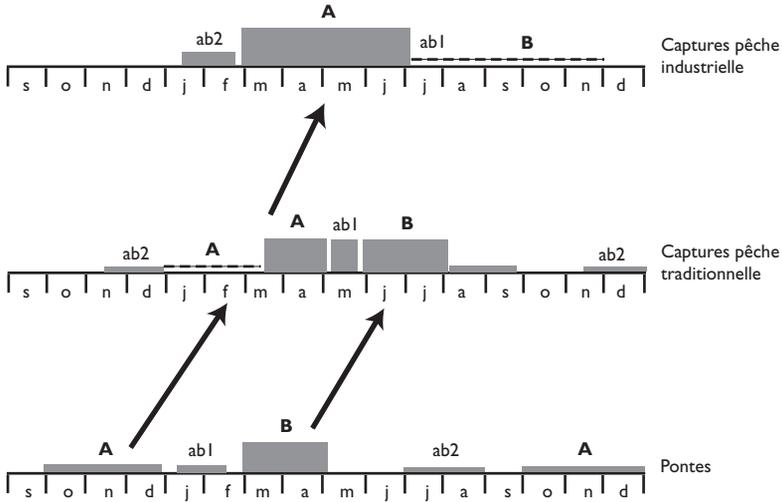


Fig. 8

Diagramme (LE RESTE, 1978) représentant les périodes de pontes et les saisons de pêche (l'épaisseur du trait est grossièrement proportionnelle à l'importance de la production de l'époque). Les traits en pointillés indiquent les périodes où les captures sont presque nulles en dépit de ce qu'auraient pu laisser espérer les variations saisonnières des pontes.

d'entre elles parviennent à l'état adulte et se reproduisent. Cette période de reproduction se situe entre mars et juin, avec un maximum en mars-avril. Bien que les conditions ne soient que moyennement favorables (mars-avril) ou même mauvaises (mai-juin) pour la maturation des gonades, le nombre d'œufs émis est très grand à cause du grand nombre de génitrices. Cette génération n'était que partiellement exploitée par la pêche traditionnelle parce que les jeunes crevettes adultes de cette génération quittent très tôt la zone de pêche intertidale. La deuxième génération (B), qui est issue de cette période de reproduction, comprend au départ un très grand nombre d'individus ; mais les conditions rencontrées au cours du développement sont défavorables, ce qui provoque une mortalité élevée. De ce fait, un nombre restreint de crevettes parviennent à l'état adulte et se reproduisent. Aussi, malgré des conditions très favorables à la maturation des gonades, l'importance de la ponte à l'échelle de la population est faible. Cette période de ponte se situe entre septembre et décembre et nous sommes ainsi ramenés au point de départ du cycle. La génération B est peu exploitée par la pêche industrielle parce que les adultes de cette génération ne gagnent la zone de chalutage qu'au moment de la ponte et que par ailleurs, les crevettes de cette génération ont subi une mortalité anormalement élevée du fait des conditions du milieu défavorables rencontrées tout au long de leur développement. Notons que d'autres cohortes plus discrètes (nommées ab1 et ab2 sur la figure 8) existent ; elles sont issues de pontes secondaires qui ont lieu vers janvier-février et juillet-août, où les fécondités des deux générations s'ajoutent. LE RESTE (1978) a pu calculer qu'à partir de 2,5 fois moins de larves la

génération A produit près de 7 fois plus d'œufs mûrs que la génération B. Il a aussi écrit que les crevettes *F. indicus* issues des pontes d'octobre-novembre (génération A) sont responsables de près de la moitié des captures durant la saison de pêche dans la pêcherie traditionnelle et de la quasi-totalité des captures dans la pêcherie industrielle. Les crevettes issues des pontes de mars-avril (génération B) ne sont responsables que de la moitié environ des captures dans la pêcherie traditionnelle et ne participent pas à celles de la pêcherie industrielle pendant la saison de pêche. Il conclut que le cycle biologique de l'espèce est très court puisqu'il y a deux générations par an. Il faut noter que les schémas d'exploitation en pêche traditionnelle ont maintenant changé avec l'utilisation de nouveaux engins, sennes et filets maillants, pouvant travailler plus au large qu'avant et entrer en compétition avec la pêche industrielle sur ses lieux de pêche. Les faibles niveaux d'exploitation en début d'année en pêche traditionnelle et pêche industrielle sont maintenant dus à la fermeture de la pêche.

Le recrutement, défini comme le processus par lequel un groupe d'âge de crevettes s'intègre pour la première fois dans le stock exploitable, est donc variable suivant les pêcheries et les saisons. Il a été étudié en mer et sur la côte ouest de Madagascar par RAFALIMANANA (2003) à partir d'une campagne d'échantillonnages scientifiques au chalut d'essai (*try net*) réalisée en 2000 et 2001 et de données relevées par les observateurs embarqués sur les chalutiers industriels entre 1998 et 2001. Des indices de recrutement mensuels ont été calculés, en prenant en compte les pourcentages d'individus en dessous d'une certaine taille et les abondances observées, pour les trois zones de pêche et les trois principales espèces. Les conclusions sont les suivantes :

– *Fenneropenaeus indicus* (données campagne chalutage)

Pour la zone nord, le fort recrutement des *F. indicus* a lieu aux mois de mars et avril. À partir du mois de juin et jusqu'à la fin de l'année, le recrutement est presque nul.

Pour la zone nord-ouest, le maximum de recrutement est obtenu au mois de mai. Un recrutement de faible intensité est obtenu de septembre à décembre.

Pour la zone sud-ouest, le recrutement est mieux étalé au cours de l'année. Toutefois, la période creuse du mois de juin-août est toujours marquée. La période de fort recrutement est obtenue aux mois de mars-avril. Un deuxième pic de recrutement peu important est également obtenu au mois d'octobre.

– *Metapenaeus monoceros* (données observateurs)

Pour les trois zones, les indices de recrutement augmentent jusqu'en avril. Ils décroissent irrégulièrement jusqu'à la fin de la saison de pêche. Un petit pic secondaire est également observé au mois de septembre.

– *Penaeus semisulcatus* (données observateurs)

Pour l'ensemble de la côte ouest, on observe également un maximum au mois d'avril. Ce pourcentage diminue jusqu'en fin de campagne. Un maximum secondaire beaucoup moins important est également observé au mois de septembre.

Le recrutement varie également d'une année à l'autre, principalement en fonction des conditions hydroclimatiques, notamment la pluviosité et les débits des fleuves. La variabilité du recrutement expliquerait, jusqu'à une période récente, l'essentiel des variations d'abondance interannuelles et donc des captures. Les variations saisonnières de l'abondance apparente des différentes espèces de crevettes seront abordées plus spécifiquement dans les deux études de l'ouvrage consacrées à la pêche traditionnelle et à la pêche industrielle.

## Comportement

### *Les déplacements*

Les exigences liées à la nature du substrat, à la richesse trophique du milieu, à l'hydrologie peuvent obliger les crevettes à se déplacer. À Madagascar, aucun phénomène de migration géographique de grande amplitude n'a été signalé. La stabilité assez grande des conditions hydrologiques et l'isolement relatif des fonds à crevettes pourraient expliquer ce comportement. Il existe cependant des migrations estuaire-mer, dont nous avons déjà parlé en abordant le cycle biologique des crevettes, qui touchent particulièrement l'espèce principale *F. indicus*. Au nord, des stocks individualisés de cette espèce seraient observés devant chaque estuaire (MARCILLE, 1978), elle paraît se déplacer un peu plus en allant vers le sud de la côte ouest, où les grands estuaires sont plus rares. Cette question sera traitée dans le chapitre suivant.

### *La dispersion*

Le comportement des crevettes et leur aptitude à se grouper en bancs sont variables suivant les espèces et la saison (GARCIA et LE RESTE, 1981). Généralement, les pénéides présentent des phases de « bancs », « essaims » ou « mattes » (CROSNIER, 1965 ; PÉREZ-FARFANTE, 1969 ; CHABANNE et PLANTE, 1969 ; MUNRO, 1975 ; MARCILLE, 1978). Les travaux de MARCILLE (1978) précisent que les *F. indicus* ont un comportement en banc permanent, tandis que *M. monoceros* et *P. semisulcatus* sont grégaires en début d'année (saison pluvieuse) et dispersées en fin d'année (saison sèche). Des entretiens beaucoup plus récents avec les patrons de pêche semblent indiquer qu'avec la diminution de l'abondance, des mattes de *F. indicus* ne s'observent plus qu'en début de saison de pêche.

### *Le rythme nycthéméral*

Les pénéides adultes s'enfouissent généralement dans la vase durant le jour et nagent au voisinage du fond pendant la nuit. Ce schéma peut cependant être perturbé en fonction de l'intensité de lumière traversant la couche d'eau et diminuer si les eaux sont turbides. Le rythme quotidien (rythme nycthéméral) d'activité pourrait avoir des changements saisonniers en relation avec les variations hydroclimatiques (GARCIA *et al.*, 1973). Il peut aussi varier

suivant les espèces. À Madagascar, RAFALIMANANA (2003) a étudié la composition spécifique des captures selon la période du jour à partir de la campagne scientifique au chalut d'essai déjà décrite. Pour la côte ouest, la répartition spécifique des captures est calculée selon la période du jour (pêche de jour ou de nuit) et selon la saison (haute saison et basse saison de pêche). On met ainsi en évidence (fig. 9), d'une part, l'importance des rendements horaires de chalutage, et d'autre part l'importance relative (en pourcentage) de chaque espèce dans les captures.

Globalement, il apparaît que l'importance des différentes espèces dans les captures n'est pas la même suivant la période du jour. Elle varie également avec la saison. Pendant la haute saison, presque la moitié des captures est constituée par *F. indicus* pour les pêches de jour et par *M. monoceros* pour les pêches de nuit. Pendant la basse saison, les captures de *M. monoceros* restent relativement élevées de jour comme de nuit. L'importance relative de *F. indicus* est beaucoup plus faible pendant cette période au profit de *P. semisulcatus*. Il apparaît ainsi un rythme totalement opposé dans la composition des captures entre *F. indicus* et *P. semisulcatus*. Le rendement est meilleur de jour pour la première et de nuit pour la seconde.

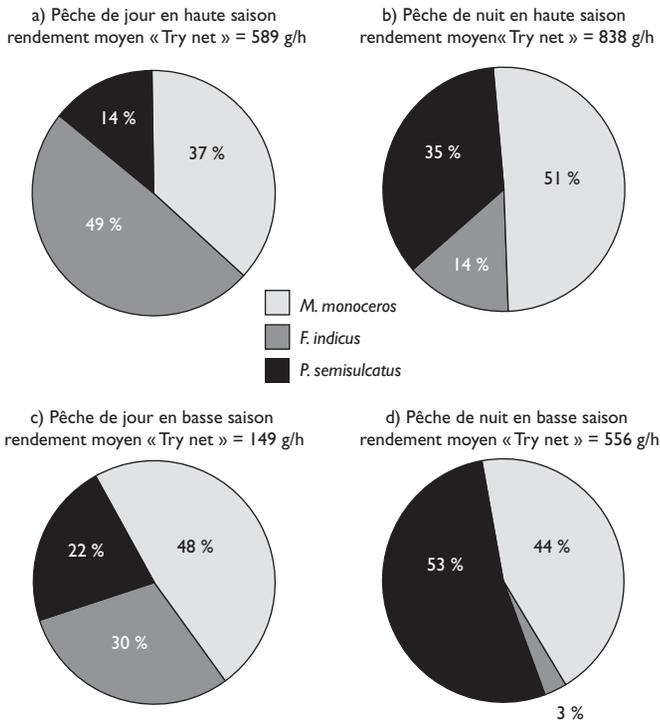


Fig. 9

Composition spécifique moyenne des captures par période jour/nuit et par saison de pêche pour les trois principales espèces de crevettes exploitées sur la côte ouest de Madagascar. Haute saison : décembre à mai et basse saison : juin à novembre.

### *L'influence du cycle lunaire*

L'influence du cycle lunaire est plus nette pour les subadultes en migration estuaire-mer que pour les adultes en mer. Certains auteurs indiquent que la sensibilité des crevettes au stimulus de migration dépend du stade de mue. Cette dernière est centrée sur la pleine lune, inhibant la migration qui commence après le dernier quartier, lorsque la mue est terminée (RACEK, 1959 ; BODDEKE *et al.*, 1977). Les courants de marée sont plus forts en pleine et nouvelle lune, et cela joue aussi sur les migrations. Plusieurs études confirment que les captures dans la zone intertidale atteignent un maximum en période de nouvelle lune (DE BONDY, 1968 ; GARCIA, 1972, 1977 ; RABARISON, 1984, 1987 ; RASOARIMADANA, 1985 ; RAFALIMANANA, 1990 ; RAZAFINDRAINIBE *et al.*, 1995). Pour les adultes de *P. semisulcatus* et *M. monoceros*, MARCILLE (1978) signale que les captures seraient plus élevées en période de pleine lune à la fin de la saison fraîche et en début de saison chaude, mais les résultats varient d'une année à l'autre et la significativité de la différence constatée n'est pas certaine.