

ÉCOSYSTÈMES D'ESTUAIRES DANS LES BAIES DE LA CÔTE NORD-OUEST DE MADAGASCAR **

par Serge FRONTIER (*)

RÉSUMÉ

Une étude multidisciplinaire d'environnement a été menée dans le système de baies qui entaillent la côte nord-ouest de Madagascar. Deux baies ont été particulièrement étudiées : les baies d'Ambaro et d'Ampasindava, proches de Nosy Be. Ces baies ont un régime d'estuaire (diffus pour la première, de type fjord pour la seconde) en saison des pluies (décembre-avril; en saison sèche), la couche d'eau néritique s'homogénéise grâce aux vents, suivant un processus qui part du talus continental en mai, et arrive dans le fond des baies en septembre.

En l'absence d'upwelling au large des côtes, la productivité de toute la zone est sous la dépendance du cycle biologique des baies, gouverné par l'alternance saisonnière. Au début des pluies la fertilisation des baies, dont l'eau est mal renouvelée, induit des explosions planctoniques et des eutrophisations passagères. Vers janvier s'établit une circulation estuaire (dérive de surface vers le large et contre-courant profond) qui permet une stabilisation de l'écosystème juvénile par « exploitation physique ». En même temps le peuplement planctonique se diversifie et se complexifie. La partie la plus mûre (en aval de la dérive de surface) est reprise par le contre-courant et ramenée vers la côte au contact de la partie juvénile, qu'elle exploite trophiquement. Le système atteint vers la fin de la saison des pluies une structure telle qu'il est capable de se maintenir par production de régénération plusieurs mois après le tarissement des sources d'enrichissement terrigènes.

En saison des pluies, un matériel organique important est charrié par les rivières et à travers les chenaux de mangrove, sédimente, est repris par le contre-courant profond, et s'accumule dans la partie interne des baies contre le fond, où il se minéralise en rendant le milieu anoxique. La stratification de la couche d'eau néritique, importante à cette époque, interdit la bonne diffusion des produits de minéralisation. Cette diffusion ne se produit qu'en début de saison sèche grâce à l'homogénéisation, d'où un maximum secondaire de productivité (mai).

Le sédiment, très instable, riche en matière organique, et souvent anoxique, est très pauvre en endofaune. Par contre un abondant peuplement de Diatomées benthiques est à l'origine d'une production primaire importante dans les parties éclairées. D'autre part des populations vagiles (Crevettes, Poissons), limivores et capables de fuir des conditions trop anoxiques, se développent au point d'être exploitables industriellement.

La partie externe du plateau continental, à benthos riche et diversifié, exploite l'écosystème des baies, dont le plancton est entraîné par la dérive de surface. Le maximum d'émission des larves correspond au maximum de productivité des baies, ce qui semble traduire une adaptation écologique au niveau du peuplement de la région.

(*) Océanographe de l'O.R.S.T.O.M.; Station Zoologique. 06230 Villefranche-sur-Mer, France.

(**) Cet article reprend une communication présentée au Congrès de l'Union des Océanographes de France, Talence, janvier 1976.

29 NOV. 1978

O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

n° 01 9436 O sea.

SUMMARY

*Estuaries ecosystems in the bays
of the north-west coast of Madagascar*

A multidisciplinary study of the environment in the set of bays which notches the north-west coast of Madagascar, has been realized. Two bays have been particularly studied: the Ambaro and the Ampasindava bays, near Nosy Be. These bays have an estuarine regime (the first, diffuse; the second, fjord-like) in the rain season (december to april); in the dry season, the neritic water layer is homogenized by the winds, following a process which begins from the continental slope in may, and attains the inner part of the bays in september.

In absence of offshore upwelling, the productivity of the whole region depends on the biological cycle of the bays, which is governed by the seasonal alternation. At the beginning of the rains the fertilization of the bays, of which the water is poorly renewed, raises up planktonic blooms and transitory eutrophisations. About in january, an estuarine circulation (superficial drift towards the open sea and a deeper counter-current) takes place, and permits a stabilization of the juvenile ecosystem by means of a « physical exploitation ». In the same time, the planktonic community diversifies and complexifies itself; the mature part of the community, downstream the drift, is taken by the counter-current, brought back towards the juvenile part, and exploits them. The system attains, at the end of the rain season, a structure which allows it to maintain itself by production of regeneration several months after the drying up of the terrigenous enrichment.

La description ébauchée dans les lignes qui suivent ressort des travaux effectués par l'équipe pluridisciplinaire du Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy Be, Madagascar (*), essentiellement entre 1966 et 1971. Elle ne représente sans doute qu'un état provisoire de synthèse, puisque la totalité du matériel récolté n'a pas encore été dépouillé, ni la totalité des résultats exploités.

La côte nord-ouest de Madagascar (fig. 1) est entaillée d'une série de baies largement ouvertes sur un plateau continental pouvant atteindre une tren-

In the rain season, an important organic material is drifted into the bays by rivers and through mangrove channels, sediments down, is taken by the counter-current, and accumulates in the inner part of the bays close to the bottom, where it is mineralized and makes the environment anoxic. The important stratification of the neritic layer in that season hinders the good diffusion of the nutrients; the diffusion happens at the beginning of the dry season, with the homogenisation of the layer; it ensues a secondary productivity maximum (may).

The sediment, very unstable, rich in organic matter and often anoxic, contains a very poor endofauna. On the contrary, an abundant population of benthic Diatomeans produces an important productivity in the enlightened parts; on the other hand, some vagile populations (shrimps, fishes), limivorous, and able to shun the too anoxic conditions, grow so much that an industrial exploitation is possible.

The external part of the continental shelf, with a very rich and diversified benthos, exploits the ecosystem of the bays, the plankton of which is carried away by the surface circulation. The maximum of emission of larvae coincides with the maximum planktonic productivity of the bays, that seems to indicate an ecological adaptation at the scale of the area studied.

taine de miles de large; elles reçoivent sur leur pourtour de nombreuses rivières de moyenne ou faible importance, drainant un bassin versant en majorité montagneux.

Ces baies ont très vite attiré l'attention des biologistes venus travailler dans la région (CROSNIER *et al.*, 1960; CROSNIER, 1966) par leur productivité élevée, support de populations animales exploitables, en particulier de crevettes Penaeides; par la suite, des pêcheries de ces crustacés se sont installées. L'intérêt économique et théorique de ce biotope l'a fait choisir pour être l'objet d'une étude écologique approfondie. Deux baies de types différents, toutes

(*) Centre aujourd'hui supprimé.

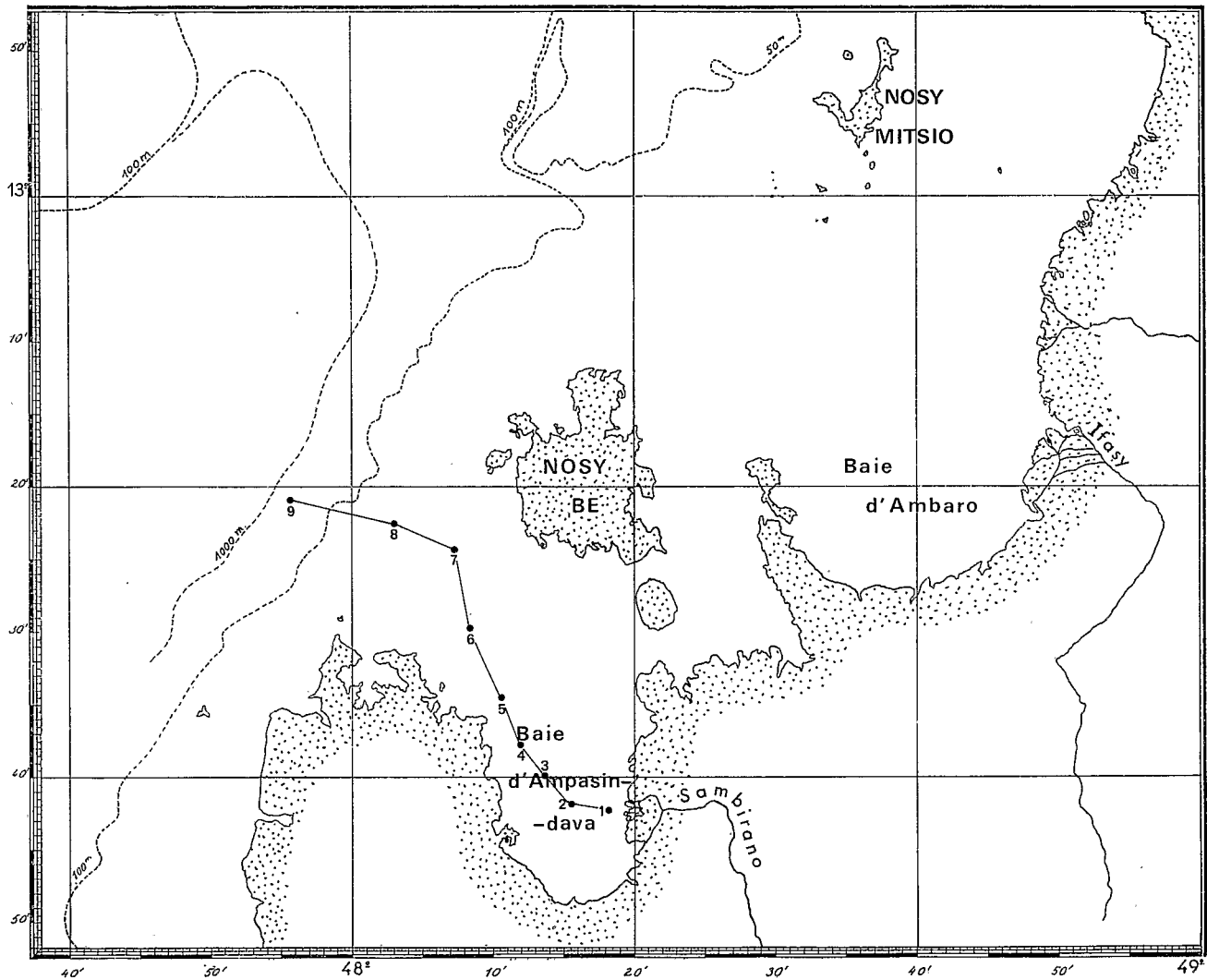


FIG. 1. — Carte de la région étudiée. Stations 1 à 9 : radiale exploitée sur la figure 2.

deux proches de Nosy Be, ont été principalement retenues :

— la *baie d'Ambaro*, semi-circulaire, d'une superficie de 840 km² et de profondeur moyenne 12 m, bordée en quasi-totalité d'une mangrove très développée; elle reçoit de nombreuses rivières, drainant un bassin versant égal à trois fois la surface de la baie et apportant un volume d'eau douce égal chaque année à 25 % du volume de la baie;

— la *baie d'Ampasindava*, plus encaissée, d'une superficie de 430 km², de profondeur moyenne 23 m,

recevant essentiellement un fleuve : le Sambirano, qui draine à lui seul les 4/5 d'un bassin versant égal à 9 fois la surface de la baie; un volume d'eau douce égal à 43 % du volume de la baie arrive chaque année; la mangrove est pratiquement limitée à l'embouchure du fleuve.

La région reçoit en moyenne 2,3 m d'eau par an, dont les 7/8 pendant la saison des pluies (novembre à avril). Les nombreuses rivières aboutissant à la baie d'Ambaro confèrent à cette dernière, en saison des pluies, un régime d'estuaire diffus. A l'opposé,

le Sambirano donne à la baie d'Ampasindava un régime se rapprochant de celui d'un *estuaire de type fjord* (en dépit de l'absence de seuil), qui se maintient toute l'année, sauf à la fin de la saison sèche (septembre-octobre).

Ces deux baies font l'objet des travaux, cités à la fin de cet article, de B. Piton, Y. Magnier, J. Citeaux (Océanographie physique), J. Daniel, J. Dupont, C. Jouannic (Bathymétrie et sédimentologie), M. Angot, A. Sournia (phytoplancton), S. Frontier, D. Petit, L. Le Reste, W. Bour (zooplancton), M.-R. Plante-Cuny (microphytobenthos), R. Plante, J. Chabanne, J. Marcille (zoobenthos et crustacés d'intérêt économique).

Décrivons d'abord brièvement les conditions physico-chimiques rencontrées dans la zone des baies, nommée « Zone néritique interne » dans un certain nombre de nos publications.

Le fond passe de la vase molle terrigène, riche en matières organiques, souvent réductrice, parfois très riche en carbonates, près de côte, au sable vaseux à l'ouverture de la baie. Il devient sableux et corallien hors des baies.

Le régime hydrologique traduit une alternance saisonnière de l'influence continentale et de l'influence océanique :

En SAISON DES PLUIES, il s'établit un gradient de dessalure déterminant une zonation côte-large et une stratification verticale prononcée.

La stratification, très stable dans la baie profonde d'Ampasindava, peut, en baie d'Ambaro, disparaître après quelques heures de vent (PITON et MAGNIER, 1971, fig. 5); mais elle n'en a pas moins une existence statistique, importante pour les populations vivantes.

Un tel régime hydrologique a pour conséquence l'établissement d'une « circulation estuaire » : l'eau dessalée, dérivant en surface vers le large, entraîne l'eau sous-jacente; il s'ensuit une amplification du courant de surface, à mesure que l'on s'éloigne de la côte, compensée par un contre-courant profond. On peut ainsi trouver, au maximum de la saison des pluies, que pour 1 m³ d'eau douce arrivant par les

rivières, 17 m³ d'eau partent en surface à la sortie de la baie, la compensation exigeant une entrée de 16 m³ d'eau plus salée par les couches profondes.

La circulation en baie d'Ampasindava est stable et à trois couches. En effet, au dessous du contre-courant, se trouve une couche d'eau immobile, d'une hauteur de 10 à 15 m à partir du fond. En baie d'Ambaro la circulation est moins stable, sauf peut-être au maximum de la saison des pluies, et généralement à deux couches; néanmoins, certains indices démontrent l'existence de poches d'eau momentanément immobilisées contre le fond.

Cette circulation a un rôle écologique fondamental. Elle constitue un « piège à seston » : les matières en suspension, apportées en grandes quantités par les rivières en crue, décantent à mesure qu'elles s'éloignent de la côte; puis elles sont reprises par le contre-courant et, enfin, sédimentent lorsqu'elles atteignent une couche ou une poche d'eau immobiles. L'eau voisine du fond s'enrichit ainsi en sédiment et matières organiques en suspension, et devient très turbide : la lumière pénètre donc mal et l'assimilation chlorophyllienne est faible. Les matières organiques se décomposent dans cette couche, qui devient riche en sels nutritifs inutilisés (jusqu'à 12 µatg/l d'azote nitrique) et pauvre en oxygène (0,8 ml/l).

Ces conditions se traduisent au niveau du sédiment par un caractère réducteur du milieu, signalé ci-dessus, et par une grande pauvreté de l'endofaune, tant en nombre d'espèces qu'en biomasse : PLANTE et PLANTE-CUNY (1971) qualifient ces vases terrigènes de « désertiques ».

En baie d'Ambaro, où les poches anoxiques sont loin d'être permanentes, on observe parfois des densités très fortes de populations de Lamellibranches rapidement décimée par le changement des conditions ambiantes. A l'opposé, la faune vagile (crevettes et poissons benthiques) représente une biomasse assez considérable; constituée en majorité d'espèces détritivores et limivores à l'état adulte (mais planctonivores à l'état larvaire), elle trouve au voisinage du fond des conditions trophiques extrêmement favorables; par ailleurs, elle peut fuir les conditions anoxiques lorsque ces dernières s'établissent.

En baie d'Ampasindava la circulation est plus marquée et plus stable, et aucune assimilation chlorophyllienne n'est possible dans une couche d'eau de 10 à 15 m au dessus du fond. On remarque que très peu de crevettes sont pêchées dans cette baie.

En SAISON SÈCHE le gradient de dessalure disparaît, suite au tarissement des apports d'eau douce. L'installation de l'alizé permet une homogénéisation d'abord verticale, puis horizontale, de la couche d'eau néritique. L'homogénéisation horizontale est marquée par un apport de faune planctonique océanique au-dessus du plateau continental; le processus débute au niveau du talus continental en mai, atteint en juillet l'ouverture des baies, et en septembre ou octobre le fond des baies. Les poches anoxiques disparaissent en juin-juillet.

En dix ans d'observations, il n'a pas été possible de mettre en évidence un upwelling régulier au large. L'enrichissement du milieu en matériel nutritif est essentiellement lié aux précipitations :

— soit directement par l'eau de pluie, dans laquelle on a mesuré jusqu'à 30 $\mu\text{atg/l}$ d'azote ammoniacal et 7 $\mu\text{atg/l}$ d'azote nitrique;

— soit indirectement, par l'intermédiaire du drainage du contingent par l'eau de ruissellement, et par lessivage de la mangrove.

Les sels nutritifs semblent immédiatement consommés : on n'observe pas d'augmentation de teneur en nitrates en face des arrivées des rivières, alors que des proliférations phytoplanctoniques ont lieu à la suite des crues.

Par contre, un décalage d'une saison s'observe entre l'apport de la matière organique dans le milieu, et son utilisation. En effet la matière organique, en grande partie particulaire, sédimente et, comme on vient de le voir, s'accumule dans les poches d'eau immobilisées au voisinage du fond, où elles sont l'objet d'une dégradation bactérienne. Mais à cette époque de l'année la stratification de la couche d'eau est telle que les produits solubilisés diffusent mal vers le haut et ne peuvent atteindre la couche euphotique : ils ne sont donc pas utilisés et ne le seront qu'au cours de la saison sèche, lorsque la couche d'eau s'homogénéisera. Leur utilisation par le phy-

toplancton sera alors très rapide, et donnera lieu à un maximum secondaire tardif de production primaire. L'eau proche du fond, et le sédiment lui-même apparaissent ainsi constituer des réservoirs de matériels nutritifs, disponibles dès que les conditions de diffusion au sein de la couche d'eau sont réalisées. Ces observations corroborent l'opinion de STEEMANN NIELSEN (1959), pur qui une part importante de la fertilisation des eaux tropicales est liée au brassage de l'eau et du sédiment pendant la saison des vents.

Le cycle des sels nutritifs est suivi de très près par celui du plancton : les délais d'utilisation sont extrêmement courts, comme cela est de règle en eau tropicale (TRANter, 1973). Les apports d'eau douce suscitent des proliférations du phytoplancton, rapidement exploité par un zooplancton présentant des caractères de peuplement juvénile : abondance des formes herbivores et de petite taille (Cladocères, petits Copépodes, Appendiculaires...) et des formes juvéniles (Copépodites, Chaetognathes juvéniles, larves d'Invertébrés benthiques); diversité spécifique faible; instabilité quantitative, etc. Ce peuplement évolue au sein d'une masse d'eau subissant en moyenne une dérive vers le large; il s'ensuit que le gradient côte-large des conditions ambiantes coïncide avec une succession écologique, comprenant augmentation d'abondance et diversification des formes zooplanctoniques (en particulier des formes carnivores), augmentation de la taille moyenne, augmentation de la stabilité quantitative liée à une complexité croissante du réseau trophique contrôlant les divers compartiments écologiques.

Cette succession, toutefois, n'apparaît nettement que si l'on se limite aux eaux de surface : en effet le contre-courant de la circulation estuaire entraîne en direction de la côte des éléments d'un peuplement plus externe qui, rencontrant des conditions trophiques favorables, vont *exploiter* la partie juvénile amont de la succession, et s'y reproduire intensivement : c'est l'origine de la richesse en formes juvéniles, signalée depuis longtemps, des eaux de surface dans les baies.

Nous donnons à titre d'exemple (fig. 2) la répartition le long de l'axe de la baie d'Ampasindava, des

pourcentages de Chaetognathes de longueur inférieure à 5 mm. La proportion de formes juvéniles, de l'ordre de 50 % à l'extérieur de la baie et près du fond, passe à 90 % près de la surface, dans la partie interne de la baie. Les adultes sont entraînés

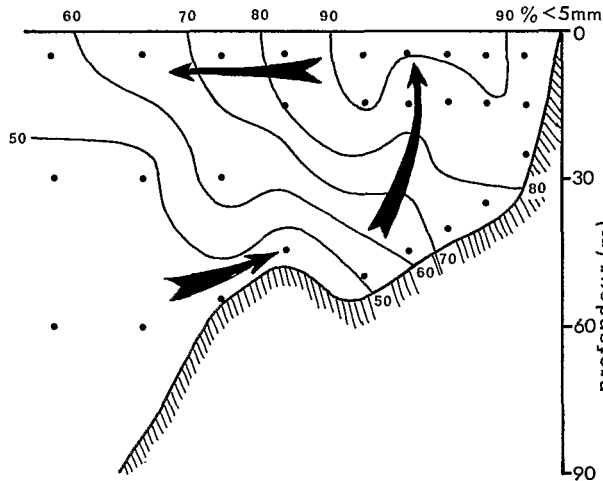


FIG. 2. — Radiale côte-large le long du thalweg de la baie d'Amipasindava : pourcentages de Chaetognathes de taille inférieure à 5 mm (moyennes sur 9 sorties d'avril à août 1971). Les flèches symbolisent le cycle de dérive et de reproduction des Chaetognathes.

en direction de la côte par le contre-courant profond; ils remontent vers la surface essentiellement entre la 4^e et la 5^e station, étant sans doute, plus près de la côte, bloqués par la couche immobile pauvre en oxygène. La ponte a lieu près de la surface essentiellement; les formes juvéniles restent en surface, et dérivent vers le large au cours de leur croissance. Les flèches portées sur la figure symbolisent ce cycle.

Le peuplement entraîné dans les baies par le contre-courant comprend des éléments propres à la moitié externe du plateau continental et même au proche large, mais aussi et surtout des éléments originaires des baies elles-mêmes, ayant subi une maturation écologique au cours de la dérive de surface : herbivores et carnivores, bien diversifiés et aptes à exploiter la partie proximale de la succession. Nous sommes là en présence d'un exemple caractérisé d'exploitation d'une partie juvénile d'un

écosystème par une partie écologiquement plus mûre, au niveau de la zone de contact (cf. MARGALEF, 1968 par exemple). Nous allons en évoquer les conséquences, mais précisons auparavant que ce qui vient d'être écrit ne vaut, en fait, que pour l'état stationnaire réalisé pendant la deuxième moitié de la saison des pluies et le début de la saison sèche. Les variations saisonnières vont nous permettre d'aller plus loin dans l'analyse du phénomène.

La figure 3 représente les variations sur un an de la quantité totale de zooplancton, des Copépodes et des Chaetognathes, en baie d'Ambaro : la figure 4, celles de quatre taxons à titre d'exemples : deux Crustacés caractéristiques du plancton des baies un Euphansiace (*Pseudeuphausia latifrons*) indicateur d'arrivées d'éléments extérieurs dans les baies, et les stades zoé de *Lucifer penicillifer* et *L. chacei*, dont les maxima d'apparition coïncident avec les blooms phytoplanctoniques (*).

On constate que l'arrivée des premières pluies (novembre) n'a pas pour conséquence un enrichissement biologique immédiat, mais au contraire un déséquilibre trophique se traduisant par d'importantes et rapides fluctuations de la biomasse. Il s'agit d'une eutrophisation temporaire du milieu. En effet la circulation estuaire, avec le renouvellement d'eau permanent qu'elle permet, ne s'établit pas d'emblée. En novembre et décembre l'eau douce s'accumule dans la baie, qui constitue alors un milieu relativement isolé et mal renouvelé. Le « stress » que constitue dans ces conditions une arrivée d'eau douce riche en matériel nutritif, dans le milieu salé et appauvri de fin de saison sèche, aboutit à une pé-

(*) Ces quantités totales pour la baie sont estimées à partir d'un quadrillage de 44 stations permettant une cartographie de la répartition à cette échelle, et une intégration de cette répartition par planimétrie. La méthode, mise au point pour la circonstance et exposée par FRONTIER (1973) s'est révélée plus fiable que les méthodes d'estimation habituelles ne faisant pas intervenir la microrépartition c'est-à-dire la contagion spatiale. Nous répercutons le souhait, émis lors du Séminaire d'écologie mathématique de février 1969 à Barcelone (GARDENEZ et GONZALEZ BERNALDEZ 1970), d'une utilisation de méthodes quantitatives ne faisant pas abstraction du cadre spatio-temporel, et retrouvant par cartographie l'effet de la contagion et de l'histoire proche des populations.

Le quadrillage a été réalisé vingt fois entre novembre 1968 et décembre 1969. Les résultats intégraux sont parus dans FRONTIER (1972) et BOUR *et al.* (1975).

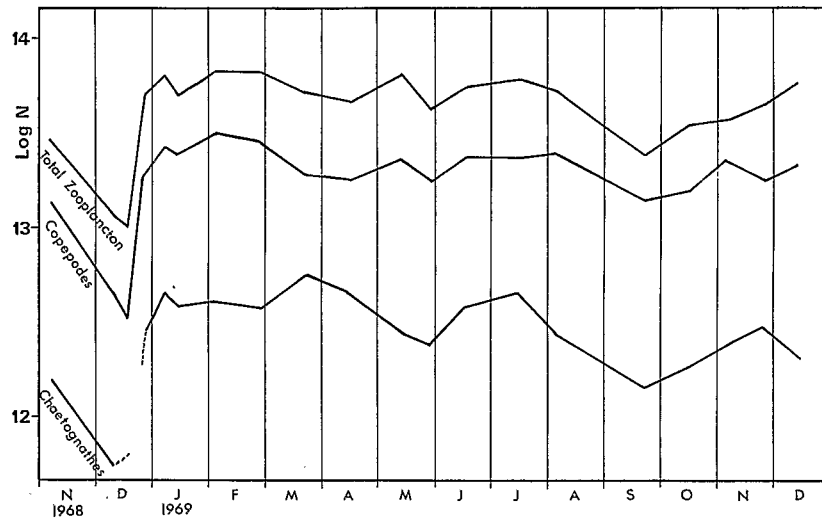


FIG. 3. — Cycle annuel de l'abondance planctonique en baie d'Ambaro : Total des organismes zooplanktonique, total des Copépodes et total des Chaetognathes.

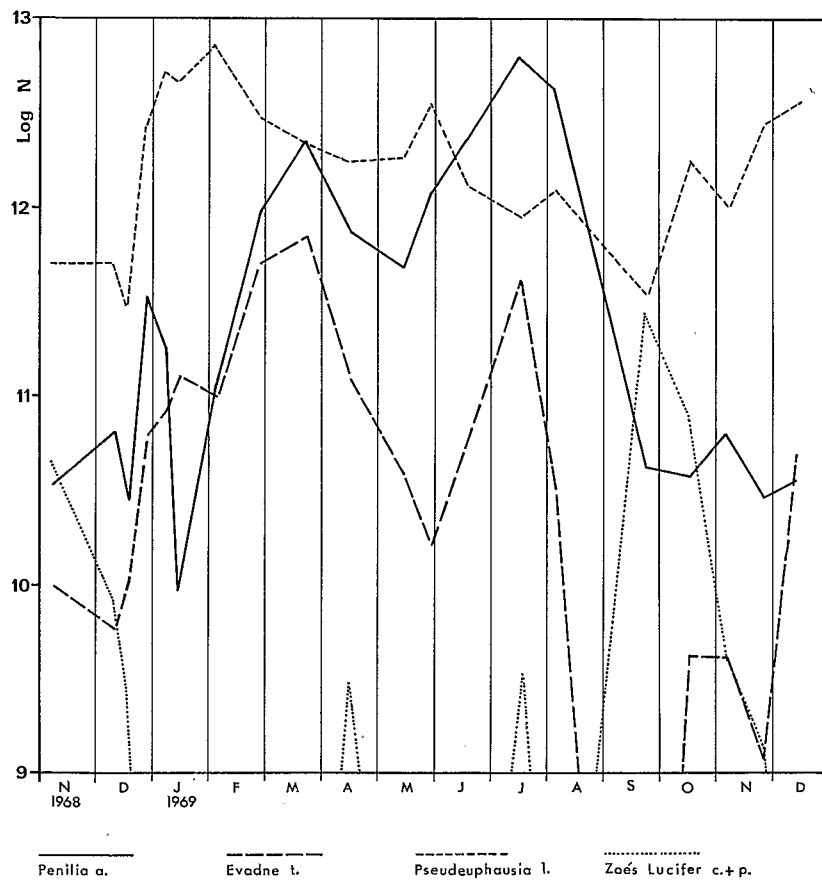


FIG. 4. — Cycle annuel de l'abondance planctonique en baie d'Ambaro : *Penilia avirostris*, *Evadne tergestina*, *Pseudeuphausia latifrons* et stades protozoés de *Lucifer chacei* + *penicillifer*.

riode de déséquilibres : proliférations excessives d'un petit nombre d'espèces phytoplanctoniques (Diatomées) suivies de très près par le développement d'un peuplement herbivore peu diversifié donc mal contrôlé, contrôlant mal le phytoplancton; épuisement du milieu. La biomasse s'effondre, pour se reconstituer sur les mêmes bases quelques jours après, et ainsi de suite. Cette situation dure un mois à un mois et demi; passé ce délai, la biomasse se stabilise à une valeur élevée.

Les figures 3 et 4 ne mettent pas en évidence ces oscillations rapides; il n'y a d'ailleurs pas synchronisme absolu entre les différentes parties de la baie, de sorte qu'après intégration de la microrépartition, il n'apparaît qu'une diminution de la biomasse moyenne, qui atteint les valeurs les plus basses de l'année.

Fin décembre, la biomasse zooplanctonique atteint brusquement la valeur élevée qu'elle conservera les mois suivants. On peut assigner plusieurs causes (probablement simultanées) à cette stabilisation :

— Les pluies, sporadiques en début de saison, deviennent quotidiennes et importantes, fournissant un apport ininterrompu en sels nutritifs. Néanmoins cet apport se trouve, en milieu relativement fermé, en danger d'être vite épuisé par le développement exponentiel d'un plancton mal contrôlé.

— La circulation estuaire s'établit. Elle évacue de façon continue une partie de l'eau de surface et des populations qui s'y développent : cette exportation constante de matériel vivant réalise une « exploitation » de la partie juvénile du système, permettant à cette dernière de soutenir son rythme de prolifération sans risquer de dépasser la capacité du flux nutritif.

— Le peuplement mûrit pendant sa dérive vers le large, et acquiert des termes herbivores et carnivores réalisant, eux aussi, une exploitation de la partie amont de la succession; elle a lieu grâce au retour réalisé par le contre-courant de la circulation estuaire, qui met en contact la partie juvénile et la partie âgée de l'écosystème.

En l'absence d'un contre-courant, l'exportation continue de biomasse par la dérive de surface aurait

pour conséquence le maintien de la partie amont de l'écosystème dans son état juvénile (voir par exemple MARGALEF, 1968), comme cela a lieu par exemple pour le plancton des bras morts des fleuves. C'est donc une caractéristique des écosystèmes d'estuaires que de pouvoir augmenter la complexité du réseau trophique par la mise en contact des parties juvénile et âgée de la succession. Le peuplement de l'ensemble de la baie acquiert ainsi, à partir de janvier, une stabilité remarquable qu'il conserve les mois suivants permettant, sous réserve d'une succession de certaines espèces, la constance de la biomasse.

En avril les apports d'eau douce tarissent, et le relai est pris par le matériel nutritif qui s'est accumulé près du fond au cours de la saison précédente, et qui est remis alors progressivement en circulation. Un enrichissement secondaire se produit alors, plus ou moins précoce suivant l'intensité de l'alizé. Le phénomène est très bien décrit pour la baie d'Ampasindava en 1971, par SOURNIA (1972), et PITON *et al.*, (1973). Un développement phytoplanctonique apparaît sur l'ensemble de la baie, n'affectant pas la surface et montrant un maximum vers 25 m, c'est-à-dire au sommet de la couche immobile en saison des pluies. Les populations d'herbivores tels que les Cladocères (fig. 4) qui s'étaient effondrées en fin de saison humide, connaissent une nouvelle croissance; les *Lucifer* ainsi que bien d'autres espèces, montrent une recrudescence de la reproduction; les Chaetognathes, par contre, subissent un fléchissement, témoin d'un « rajeunissement » de l'écosystème.

Il est difficile d'estimer la part prise, dans le maintien de la biomasse planctonique, par cet enrichissement secondaire de mai-juin, et par la production primaire de régénération permettant à l'écosystème, devenu trophiquement très équilibré de se maintenir par simple recyclage des éléments jusqu'en août. L'absence de données phytoplanctoniques lors de l'étude de la baie d'Ambaro, et l'interruption des travaux de planctologie en août 1971, nous ont interdit d'approfondir ce point.

Une troisième source de productivité primaire en saison sèche se trouve indiscutablement dans les

pluies sporadiques, notamment en août où se produit la « pluie des mangues », qui donnent lieu à des pullulations phytoplanctoniques fugitives, véritables « marées rouges » (*) parfois : en particulier, pullulations d'une Cyanophycée, *Oscillatoria thiebautii*, et d'un Copépode de couleur bleue, *Acartia amboinensis* qui s'en nourrit. En fait, ce dernier phénomène s'observe principalement en dehors des baies, mais également dans la partie la plus externe de ces dernières.

Quoiqu'il en soit, la biomasse se maintient jusque début septembre, époque à laquelle l'eau extérieure arrive en masse dans les baies (on note la pénétration d'espèces du large) et désorganise l'écosystème. La biomasse s'effondre alors, atteignant les valeurs faibles caractéristiques de la deuxième moitié de la saison sèche.

En novembre, les premières pluies importantes transforment brutalement le milieu, et le cycle recommence.

Signalons enfin que l'exportation continue en direction du large, en saison des pluies, d'une partie du peuplement planctonique, enrichit des masses d'eau extérieures aux baies. Des Cladocères atteignent, en février-mars, le talus continental. Ce matériel est consommé. On observe sur la moitié externe du plateau continental un maximum de larves d'Invertébrés benthiques de tous groupes entre janvier et mars : il correspond à un maximum de maturation sexuelle et de ponte des adultes se situant en novembre et décembre. Il y a là une adaptation écologique, aboutissant à faire coïncider un maximum d'émissions larvaires avec un maximum d'apports trophiques. Cette adaptation peut d'ailleurs s'observer à une échelle plus précise, puisque les pluies ont souvent pour effet sur le macrobenthos de déclencher des pontes, en saison humide comme en saison sèche (cf. LE RESTE, 1973, pour les Penaeides).

Au terme de plusieurs années de travail concerté, il apparaît que la zone des baies, bénéficiant d'un régime d'estuaire pendant au moins une moitié de l'année, abrite un écosystème remarquablement adap-

té à l'hétérogénéité et à l'instabilité des conditions de milieu. Cette adaptation permet le maintien d'une biomasse importante, tant planctonique que benthique-vagile et nectonique, pendant la plus grande partie de l'année.

L'instauration en saison des pluies du régime d'estuaire implique une courte période de déséquilibres trophiques, vite surpassée par l'établissement d'un peuplement qui se montre extrêmement stable jusqu'au cœur de la saison sèche. En outre, l'intense productivité primaire et secondaire des baies est à l'origine de l'enrichissement de l'ensemble du plateau continental, et même sans doute du proche large, dans des proportions qu'il serait intéressant de pouvoir préciser. Nos conclusions ne sont, en effet, en grande partie que qualitatives. L'étude devrait pouvoir être reprise sur la base de mesures de flux de matière et d'énergie prenant en compte tous les compartiments de l'écosystème, afin de dresser un bilan précis de ces zones à haut potentiel halieutique.

BIBLIOGRAPHIE

- ANGOT (M.), 1965. — Le phytoplancton de surface pendant l'année 1964 dans la baie d'Ambaro proche de Nosy Be. *Cah. O.R.S.T.O.M. (série Océanogr.)* 3 (4) : 5-18.
- BOUR (W.), FRONTIER (S.), PETIT (D.), 1971. — Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale (Baie d'Ambaro, côte-ouest de Madagascar).
1. Indications préliminaires; 2. Méthodologie des prélèvements; 3. Situation écologique de la baie : étude d'une radiale côte-océan; 4. Cycle annuel des poids secs; 5. Etude statistique de la microdispersion. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be*, n° 24, multigr. 95 p., 67 pl.
- BOUR (W.), FRONTIER (S.), 1974. — Zooplancton de la région de Nosy Be. IX : Répartition spatio-temporelle des Chaetognathes dans la province néritique. *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.)*, 12 (4) : 207-219.
- BOUR (W.), FRONTIER (S.), PETIT (D.), 1975. — Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale (Baie d'Ambaro, côte nord-ouest de Madagascar). 7 : Répartition spatiale et annuelle de quelques taxons. Deuxième partie : Chaetognathes et groupes divers. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be*, n° 50, Multigr. 4 p., 120 pl.

(*) "Discoloured water" ... qu'on devrait pouvoir en l'occurrence nommer « marées bleues ». Après leur mort, les Cyanophycées forment en surface des accumulations de couleur sciure et à odeur forte.

- CHABANNE (J.), PLANTE (R.), LABOUTE (P.), 1968. — Résultats des chalutages (crevettes et poissons) en baie d'Ambaro (côte N W), mars 1965 - février 1967. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be* n° 2, multigr. 57 p., 2 pl.
- CHABANNE (J.), PLANTE (R.), 1969. — Les populations benthiques (crevettes, endofaune, poissons) d'une baie de la côte nord-ouest de Madagascar : écologie, biologie et pêche. *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.)*, 7 (1) : 41-71.
- CHABANNE (J.), PLANTE (R.), 1970. — La pêche au chalut des crevettes Penaeides sur la côte ouest de Madagascar. Méthodes utilisées dans l'étude de la pêcherie. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be*, n° 14, multigr. 25 p.
- CHABANNE (J.), PLANTE (R.), 1971. — Etude des rendements de la pêche au chalut des crevettes Penaeides sur la côte NW de Madagascar de 1966 à 1970. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be*, n° 23, multigr. 39 p., 10 pl.
- CHABANNE (J.), PRADO (J.), 1971. — Etude des concentrations de poissons obtenues par la lumière dans la région de Nosy Be, Madagascar. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be*, n° 22, multigr. 19 p.
- CHABANNE (J.), 1972. — Etude sur la biologie des *Caranx ignobilis*, *C. sexfasciatus* et *C. melampygus* de la région de Nosy Be. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be*, n° 27, multigr. 42 p., 10 pl.
- CROSNIER (A.), CHARBONNIER (D.), LAGOIN (Y.), 1960 a. — Recherche de la crevette sur la côte ouest de Madagascar. *Bull. Madagascar*, 164 : 28-40, 5 cartes.
- CROSNIER (A.), CHARBONNIER (D.), LAGOIN (Y.), 1960 b. — Quelques données sur les possibilités de pêche à la crevette à Madagascar. *Pêche marit.*, 990 : 538-542 et *Bull. Madagascar*, 175 : 1099-1108.
- CROSNIER (A.), 1966. — Les crevettes Penaeides du plateau continental malgache. Etat de nos connaissances sur leur biologie et leur pêche en septembre 1964. *Cah. O.R.S.T.O.M. (Sér. Océanogr.)*, vol. 3, suppl. n° 3 : 1-158, 18 pl.
- DANIEL (J.), DUPONT (J.), JOUANNIC (C.), 1970. — Etude de la relation entre le carbone organique et l'azote dans les sédiments de la baie d'Ambaro. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be*, n° 16, multigr. 11 p., 9 pl.
- DANIEL (J.), DUPONT (J.), JOUANNIC (C.), 1970. — Sur la bathymétrie et la sédimentologie d'une portion de plateau continental de la côte nord-ouest de Madagascar : de Nosy Mitsio à Nosy Faly. *C.R. Semaine Géologique Madagascar 1970* : 9-13.
- DANIEL (J.), DUPONT (J.), JOUANNIC (C.), 1972. — Bathymétrie et sédimentologie de la baie d'Ambaro (nord-ouest de Madagascar). *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Géol.)*, 4 (1) : 3-24.
- DANIEL (J.), DUPONT (J.), JOUANNIC (C.), 1973. — Marge continentale du nord-ouest de Madagascar : bathymétrie et sédimentologie. *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Géol.)*, 5 (2) : 115-154.
- FRONTIER (S.), 1971. — Présentation de l'étude d'une baie eutrophique tropicale : la baie d'Ambaro (côte nord-ouest de Madagascar). *Cahier O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 9 (2) : 147-148.
- FRONTIER (S.), 1972. — Zooplancton d'une baie eutrophique tropicale (Baie d'Ambaro, côte Nord-ouest de Madagascar). 6. Répartition spatiale et annuelle de quelques taxons. Première partie : Cladocères, Euphausiacés, Mollusques. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be*, n° 28, multigr. 12 p., 51 pl.
- FRONTIER (S.), 1973 a. — Evaluation de la quantité totale d'une catégorie d'organismes planctoniques dans un secteur néritique. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 12 : 299-304.
- FRONTIER (S.), 1973 b. — Zooplancton de la région de Nosy Be. V) Cladocères. *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.)*, 11 (3) : 259-272.
- FRONTIER (S.), 1973 c. — Zooplancton de la région de Nosy Be. VI) Ptéropodes, Hétéropodes. Première partie : espèces holonéritiques et néritiques-internes. *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.)*, 11 (3) : 273-290.
- FRONTIER (S.), 1974. — Contribution à la connaissance d'un écosystème néritique tropical : étude descriptive et statistique du zooplancton de la région de Nosy Be (Madagascar). Thèse Doctorat d'Etat, Université de Marseille, et Document O.R.S.T.O.M. hors coll., 1975, multigr., 268 p.
- GARDEÑEZ (E.), GONZALEZ BERNALDEZ (F.), 1970. — Corrélation, régression et interpolation dans l'étude du milieu et des rapports entre organismes et milieu. In *Seminario de Ecología matemática. Inv. Pesq.*, 34 (1) : 9-22.
- LE RESTE (L.), 1970 a. — Biologie de *Acetes erythraeus* (Sergestidae) dans une baie du nord-ouest de Madagascar (baie d'Ambaro). *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.)*, 8 (2) : 35-56.
- LE RESTE (L.), 1970 b. — Contribution à l'étude du rythme d'activité nocturne de *Penaeus indicus* et de *Parapenaeopsis acclivirostris*. *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.)*, 8 (3) : 3-10.
- LE RESTE (L.), 1971. — Rythme saisonnier de la reproduction, migration et croissance des postlarves et jeunes chez la crevette *Penaeus indicus* H. Milne-

- Edwards de la baie d'Ambaro, côte nord-ouest de Madagascar. *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.)*, 9 (3) : 279-292.
- LE RESTE (L.), 1973 a. — Etude du recrutement de la crevette *Penaeus indicus* H. Milne-Edwards dans la zone de Nosy Be (côte nord-ouest de Madagascar). *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.)*, 11 (2) : 171-178.
- LE RESTE (L.), 1973 b. — Etude de la répartition spatio-temporelle des larves et jeunes postlarves de la crevette *Penaeus indicus* H. MILNE-EDWARDS en baie d'Ambaro (côte nord-ouest de Madagascar). *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.)*, 11 (2) : 179-189.
- LE RESTE (L.), 1973 c. — Zones de ponte et nurseries de la crevette *Penaeus indicus* H. MILNE-EDWARDS le long de la côte nord-ouest de Madagascar. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be*, n° 32, multigr. 11 p., 16 pl.
- LE RESTE (L.), MARCILLE (J.), 1973. — Réflexions sur les possibilités d'aménagement de la pêche crevettière à Madagascar. *Bull. Madagascar*, n° 320 : 14-27.
- LE RESTE (L.), MARCILLE (J.), BARBE (F.), 1974. — Biométrie de quelques crevettes Penaeides à Madagascar : *Penaeus indicus* H. Milne-Edwards, *Penaeus semisulcatus* de Haan, *Penaeus japonicus* Bate, *Metapenaeus monoceros* (Fabricius). *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be*, n° 16, multigr. 41 p., 7 pl.
- LE RESTE (L.), 1976. — Etat de nos connaissances sur le crabe de vase *Scylla serrata* (Forsk.) à Madagascar. *Doc. O.R.S.T.O.M.*, hors. coll., 32 p.
- LE RESTE (L.), MARCILLE (J.), 1976 a. — Biologie de la crevette *Penaeus indicus* H. Milne-Edwards à Madagascar : croissance, recrutement, migration, reproduction, mortalité. *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.)*, 14 (2) : 109-128.
- LE RESTE (L.), MARCILLE (J.), 1976 b. — Biologie des adultes chez la crevette *Metapenaeus monoceros* au nord-ouest de Madagascar. *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.)*, 14 (3) : 249-260.
- LE RESTE (L.), 1977. — Biologie et dynamique des populations de la crevette *Penaeus indicus* H. Milne-Edwards sur la côte nord-ouest de Madagascar. Thèse Univ. Marseille, multigr. 258 p.
- MAGNIER (Y.), PITON (B.), TERAY (A.), 1970. — Résultats des observations physico-chimiques en baies d'Ambaro et d'Ampasindava de janvier 1969 à février 1970. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be*, n° 17, multigr. 66 p.
- MAGNIER (Y.), PITON (R.), 1972. — La circulation en baie d'Ampasindava (Madagascar) et ses implications biochimiques. *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.)*, 10 (1) : 75-98.
- MARCILLE (J.), 1972. — Les stocks de crevettes Penaeides côtières malgaches. *Bull. Madagascar*, n° 311 : 387-408, et *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be*, n° 25, multigr. 14 p., 10 pl.
- MARCILLE (J.), et VEILLON (P.), 1973 a. — La pêche crevettière Madagascar de 1967 à 1972. Evolution des stocks. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be*, n° 35, multigr. 28 p., 11 pl.
- MARCILLE (J.) et VEILLON (P.), 1973 b. — Les stocks de crevettes de Madagascar. *Pêche marit.*, n° 1146 : 717-720.
- MARCILLE (J.) et STEQUERT (B.), 1974. — La pêche crevettière à Madagascar en 1973. Evolution des stocks et pourcentages des différentes espèces dans les captures. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be*, n° 43, multigr. 42 p., 14 pl.
- MARGALEF (R.), 1968. — Perspectives in ecological theory. The University of Chicago Press, 111 p.
- PICHON (Michel), 1966. — Note sur la faune des substrats sablo-vaseux infralittoraux de la baie d'Ambaro (côte nord-ouest de Madagascar) *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.)*, 4 (1) : 79-94.
- PITON (B.), PRIVÉ (M.), TERAY (A.), 1969. — Résultats des observations physico-chimiques en baie d'Ambaro de janvier 1968 à juin 1969. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be*, n° 5, multigr. 55 p.
- PITON (B.), MAGNIER (Y.), 1970. — Distributions horizontales et verticales de quelques propriétés physiques et chimiques en baie d'Ambaro. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be*, n° 19, multigr. 19 p.
- PITON (B.), MAGNIER (Y.), 1971. — Les régimes hydrologiques de la baie d'Ambaro. *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.)*, 9 (2) : 149-166.
- PITON (B.), MAGNIER (Y.), 1972. — Le cycle annuel des sels nutritifs et des pigments dans les baies de la côte nord-ouest de Madagascar. *Ann. Univ. Madagascar (sér. Sci. Nat. Math.)*, 9 : 93-104.
- PITON (B.), MAGNIER (Y.), CITEAU (J.), 1973. — Une poussée phytoplantonique près de Nosy Be (Madagascar) en 1971. III) Conditions hydrologiques. *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.)*, 5 (2) : 93-108.
- PLANTE (R.), 1967. — Etude quantitative du benthos dans la région de Nosy Be. Note préliminaire. *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.)*, 5 (2) : 95-108.
- PLANTE (R.), et PLANTE-CUNY (M. - R.), 1971. — Premiers résultats de l'étude du macrobenthos et des diatomées benthiques dans une baie en milieu tropical (Madagascar). *Ann. Univ. Madagascar (série Sci. nat. Math.)*, 8 : 245-253.

- SOURNIA (A.), 1972. — Une période de poussée phytoplanctonique près de Nosy Be en 1971. II) Production primaire. *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. Océanogr.)*, **10** (3) : 280-300
- STEEMAN-NIELSEN (E), 1959. — Primary production in tropical marine areas. *J. mar. biol. Assoc. India*, **1** : 7-12.
- TRANter (D. J.), 1973. — Seasonal studies of a pelagic ecosystem (meridian 110°E). In *The biology of Indian Ocean*. Bernt Zeitschel éd., Springer Verlag : 487-544.
- VEILLON (P.), 1973. — Analyse des effets de la fermeture de la pêche crevettière décidée, dans certaines zones de Madagascar, du 17 septembre 1972 au 15 février 1973. *Doc. sci. Centre O.R.S.T.O.M. Nosy Be*, n° 37, 16 p., 8 pl.

ERRATUM

Dans l'article de Serge FRONTIER. **Réflexions pour une théorie des Ecosystèmes**, tome 8, fascicule 4, pages 445-464, la note infra-paginale 2, page 454 est tronquée après « critère de stabilité ne ... »; la suite doit être mise en continuité avec la note infra-paginale à la page 433, « soient pas sans risque ... ».