# La faune benthique du plateau continental de Côte-d'Ivoire

Pierre LE LŒUFF et André INTÈS

# Introduction

L'étude de la faune benthique de Côte-d'Ivoire, essentiellement celle du plateau et du haut de la pente continentale, a débuté en 1966. Les opérations de terrain se sont poursuivies jusqu'en 1973 et ont dû s'interrompre avec la mise à la réforme du chalutier océanographique *Reine Pokou*.

Les recherches ont d'abord porté sur la bionomie, avec la détermination et la description des communautés, puis sur les variations, notamment saisonnières, qui affectent ces communautés.

Les méthodes d'échantillonnage adoptées sont des plus classiques : prospections par radiale (échantillonnage systématique), suivi de stations types, à l'aide d'engins divers, complémentaires les uns des autres, chalut à crevettes, chalut à perche, drague, drague à coquilles, benne de type Smith-Mc Intyre. De même, les méthodes de séparation des organismes du sédiment (sur tamis de 1 ou 2 mm), de tri des espèces, de mesure de la biomasse (en poids sec décalcifié) sont celles qu'utilisent couramment les spécialistes d'écologie benthique. On notera en particulier que l'étude synécologique s'appuie sur l'ensemble des données réunies lors des campagnes de prospection à la drague, notamment au sud d'Abidjan (voir figure 15 pour la position des stations).

L'interprétation se fonde sur les résultats obtenus par les techniques statistiques classiques, les analyses multivariables, notamment l'analyse des correspondances; l'originalité dans le traitement des données tient à l'utilisation de l'analyse de gradient, beaucoup plus connue des phyto-sociologues que des écologistes marins et qui permet de classer directement les espèces et les prélèvements sur l'échelle des paramètres du milieu (LE LŒUFF et INTÈS, 1979; INTÈS, 1980; PLANTE et LE LŒUFF, 1983; INTÈS et LE LŒUFF, 1984, 1986a, b). Compte tenu du grand nombre d'espèces et de prélèvements considérés, on a aussi fait appel à des méthodes de partition et à des analyses hiérarchiques.

# Structures spatiales

## MILIEU ET RÉPARTITION DES ESPÈCES

L'hydroclimatologie et la nature du milieu sédimentaire, facteurs essentiels de la répartition des organismes benthiques, ont déjà été décrits dans de précédents chapitres de cet ouvrage auxquels il convient donc de se référer.

# Étagement

La répartition verticale de la faune traduit la réponse des espèces aux variations des facteurs température, éclairement et autres, sans doute plus accessoires, comme la salinité et la teneur en oxygène, quand on va du littoral vers le talus.

On dispose facilement de mesures de température, réputée, par ailleurs, être le meilleur témoin de l'environnement climatique d'une région. Un système d'étages fondé sur la température et ses variations a pu ainsi être défini par GLÉMAREC (1973) dans le cas du plateau continental Nord-Gascogne.

En attachant à chacune des espèces une valeur (valeur centrale de l'analyse de gradient) qui représente le centre de sa distribution sur l'échelle des températures, il devient possible de pratiquer leur ordination (on peut aisément passer de la température moyenne annuelle à la profondeur, voir INTÈS et LE LŒUFF, 1984). Le diagramme rangs/valeurs centrales ainsi construit (figure 1) est une représentation de la répartition verticale de la faune qui laisse apparaître des discontinuités au niveau des températures 22,3 °C, 18,3 °C, 16 °C, correspondant aux profondeurs 30, 65 et 100 m. Ces coupures limitent quatre contingents faunistiques qui se succèdent sur le plateau continental et qui composent une structure pouvant être mise en parallèle avec le système de stratification des couches d'eau en saison chaude. Par analogie avec les termes adoptés par GLÉMAREC (1973), on est amené à distinguer :

- l'étage infralittoral ;
- l'étage circalittoral côtier ;
- l'étage circalittoral du large ;
- la marge externe (amorce de l'étage bathyal).

Un étage est défini par des caractères hydroclimatiques et un contenu faunistique. On donnera, pour chacun, une courte description du milieu hydroclimatique et une liste des espèces types, les plus communes parmi celles strictement inféodées à l'étage (tableau I).

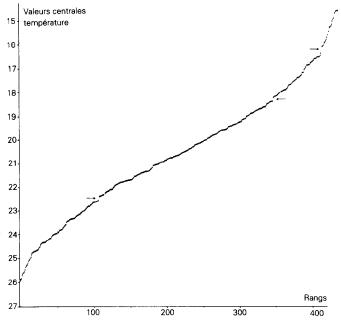


Figure 1 Diagramme rangs/valeurs centrales « température ».

TABLEAU 1 Espèces types des étages

 Profondeur
 30 m
 65 m
 100 m

Infrali	ttoral		Circalittoral côtier		Circalittoral du large	Marge externe
Infrali Thalenessa vazensis Goniadides abidjanensis Petaloproctus terricola Cavernularia elegans Ochefostoma glaucum Ogyrides rarispina Palaemon hastatus Laurentiella heterocheir Callichirus foresti Paguristes difficilis Paguristes hispidus Phylira laevidorsalis Parahexapus africanus Nassarius obliquus	Clavatula lineata Clavatula coerulea Clavatula smithi Terebra senegalensis Hastula lepida Pecten exoticus Cardita lacunosa Cardita ajar Cardium ringens Tivela bicolor Macoma curnana Tellina compressa Amphioplus cincta	Julienella foetida Metalcyonium violaceum Cirratulus cirratus Disoma orissae Aricidea assimilis Ophelia kirkegaardi Asychis atlantideus Pherusa tropica Pherusa scutigeroides Jasmineira elegans Sipunculus phalloides Golfingia muricaudata Phascolion strombi Eocuma cochlear Iphinoe crassipes Diastylis ambigua Socarnopsis crenulata Tmetonyx bruuni Urolhoe marina	Maera hirondellei Paguristes mauritanicus Pagurus alatus Pagaridium minimum Ebalia affinis Ilia spinosa Typhlocarcinodes integrifrons Pisa carinimana Heterocrypta maltzani Xenophora senegalensis Polynices lacteus Trophon fusulus Nassarius goreensis Nassarius heynemanni Drillia tosacea Drillia balista Clavatula diadema Clavatula gabonensis Clavatula lelieuri	Turris laevisulcata Cythara adansoni Cythara atlantidea Genota mitraeformis Ringicula conformis Fustiaria rubescens Nucula crassicosta Nucula turgida Nuculana gruveli Modiolus stultorum Cardita regularis Beguina trapezia Phacoides reyri Abra lecointrei Antedon dubenii Amphioplus aurensis Ophiactis lymani Ophiotrix nociva Ophiotrix congensis	Circalittoral du large  Onuphis amoureuxi Cossura coasta Scalibregma inflatum Clymene gracilis Echiurus sp Thalassema sp Processa elegantula Upogebia crosnieri Calappa peli Pseudomyra m'bizi Chaetoderma abidjanense Cadulus nicklesi	Marge externe Thenea muricata Pennatula rubra Paramphinome trionyx Ceratonereis costae Onuphis bihanica Ninoe saeva Ophelina acuminata Auchenoplax crinita Thelepus setosus Ampelisca aequicornis Fustiaria subtorquata Nucula sulcata Cuspidaria abbreviata
		Tiron intermedia Tiron altifrons	Turris undatiruga Turris torta	Schizaster edwardsi Hippoporidra senegambiensis		

## 198 Étage infralittoral

Il intéresse la frange côtière jusqu'aux fonds de 30 m et est donc soumis à l'influence des « eaux tropicales » (BERRIT, 1973) chaudes, parfois peu salées (« eaux guinéennes »), ainsi qu'aux remontées d'eaux froides saisonnières (MORLIÈRE, 1970). De ce fait, les écarts saisonniers sont importants (10 % de salinité en surface, 2,5 % à 20 m; 11 °C de température en surface, 14,5 °C à 20 m). Les variations à courte période, combinaison d'une onde de marée et d'une onde de période trois jours (PICAUT et VERSTRAETE, 1979), sont plus fortes en saison froide (maximum de 4 °C) et sont très atténuées (0,5 °C) quand les structures de saison chaude sont bien établies.

## Étage circalittoral côtier

Dans cet étage, les fonds sont balayés par la thermoclie limitée vers le haut par « l'eau tropicale » et vers le bas par « l'eau centrale sud-atlantique ». Les écarts saisonniers restent importants, les températures évoluant de 17 à  $28\,^{\circ}\text{C}$  à  $35\,^{\circ}\text{m}$ , de 17 à  $24\,^{\circ}\text{C}$  à  $65\,^{\circ}\text{m}$ , tandis que les salinités restent stables. Mais cet étage est surtout caractérisé par l'intensité accrue des ondes à courte période qui induisent des variations rapides de la température, fortes surtout à la base de la thermocline, s'amortissant vers le sommet. En  $24\,^{\circ}\text{heures}$ , les écarts peuvent être de 5 à  $7\,^{\circ}\text{C}$  à  $65\,^{\circ}\text{m}$ , de 2 à  $4\,^{\circ}\text{C}$  à  $35\,^{\circ}\text{m}$ . Cette situation est celle de saison chaude ; en saison froide la thermocline disparaît, il y a homogénéisation de la couche d'eau ; c'est une période de stabilité hydrologique.

## Étage circalittoral du large

Il s'étend de l'isobathe 65 m jusqu'à la rupture de pente. Les fonds sont baignés par « l'eau centrale sud-atlantique ». Cet étage se caractérise par sa stabilité hydroclimatique. Les variations saisonnières sont très amorties, avec des écarts de l'ordre de 3 °C, de même que les variations journalières avec, au maximum, une amplitude de 1 °C.

## La marge externe

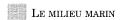
Au plan de l'hydrologie, il y a continuité avec l'étage précédent ; des phénomènes peuvent cependant se produire, en relation avec la topographie qui amplifie les ondes de marées. On observe toujours, au niveau de la rupture de pente, en Côte-d'Ivoire comme ailleurs, un renouvellement de la faune. Il faut avoir présent à l'esprit qu'il y a eu, après les dernières glaciations (voir l'article de TASTET et al. dans cet ouvrage), reconquête du plateau continental par les espèces, ce qui implique de nouvelles adaptations conduisant à une diversification faunistique.

Tel qu'il est décrit, ce système d'étagement est tout à fait analogue à celui qui existe en Atlantique nord-oriental (CHARDY et GLÉMAREC, 1974). On notera cependant que, s'il y a stratification des masses d'eau dans l'un et l'autre milieu, la disparition de ces structures s'effectue, en milieu tempéré, par la propagation turbulente verticale de la baisse de température atmosphérique, en milieu tropical, par remontée des eaux froides profondes.

## Espèces et nature des fonds

La nature du sédiment est, avec l'hydroclimat, un facteur déterminant de la répartition des organismes benthiques. Un sédiment peut être défini par un certain nombre de caractères qui tous ont une influence sur la présence et l'abondance des espèces. On retiendra :

- la teneur en fraction fine (lutites : particules  $< 50 \, \mu m$ ) qui renseigne sur le degré d'envasement ;
- la médiane granulométrique qui permet de séparer des catégories de sables, toujours bien classés en Côte-d'Ivoire :
- l'hétérogénéité, notion associée ici à la teneur en carbonate (débris d'origine organogène, récente ou ancienne);
- la teneur en matière organique (carbone et azote organique).



Les trois premiers caractères sont d'ordre dimensionnel et déterminent la granulométrie du substrat, le dernier informe sur la quantité et la nature des éléments nutritifs à la disposition des organismes limivores de la macro- et de la microfaune.

## Répartition selon la granulométrie

De même que pour la température, une ordination des espèces a été pratiquée sur l'échelle du taux de lutites, de la médiane (uniquement dans le cas des sabulicoles) et de la teneur en carbonate.

On a noté une coïncidence entre discontinuités hydrologiques et coupures faunistiques ; si les géologues établissent, pour leur part, une classification des sédiments en fonction de la teneur en éléments fins (MARTIN, 1977), elle ne revêt aucun sens écologique. En effet, sur l'échelle des lutites (figure 2), les coupures apparaissent aux valeurs 9,5 , 38 et 54 %; elles déterminent quatre contingents faunistiques qui peuplent respectivement les sables, les sables vaseux, les vases sableuses, les vases ; cette terminologie est la même que celle des géologues mais recouvre cette fois une réalité biologique, soulignée également par GLÉMAREC (1969), qui considère que les limites les plus importantes dans les relations faune-sédiment doivent être placées à 10 et 30 % de teneur en lutites. Les espèces types de chacun des contingents figurent au tableau II. On notera que plus l'envasement est prononcé, moins on rencontre d'espèces types : la richesse faunistique des sédiments envasés n'est pas forcément moindre, mais la plupart des organismes qui les peuplent sont peu exigeants vis-à-vis du taux de particules fines.

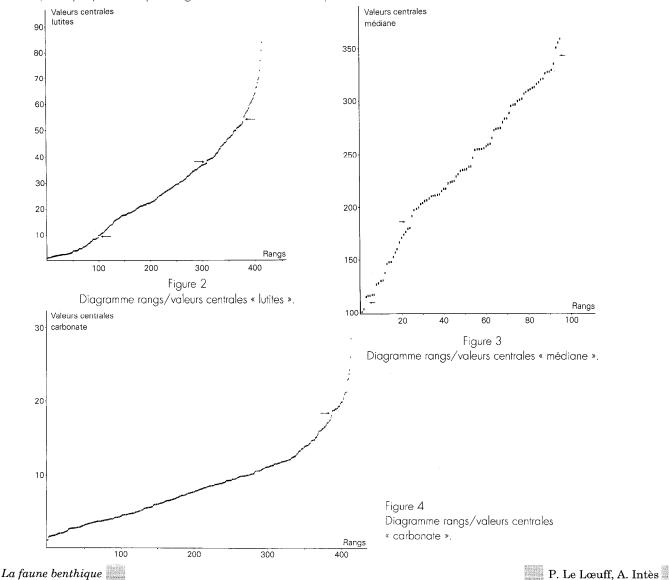


TABLEAU II
Espèces types des contingents sédimentaires, selon la distribution sur l'échelle des lutites (en %)

Lutites		]	10	3	38 54		
	Sables		Sables vo	aseux	Vases sableuses	Vases	
Sigalion opalinum Thalenessa dendrolepis Nephlys cirrosa Goniadides abidjanensis Ophelia kirkegaardi Galathowenia africana Sosane sulcata Heterocuma africana Eocuma ferox Tmetonyx bruuni  Urothoe leone Urothoe marina Mandibulophoxus stimpsoni Perioculodes longimanus Tiron intermedia	Alima hieroglyphica Pontophilus wolffi Paguristes difficilis Paguridium minimum Anapagurus curvidactylus Spiropagurus elegans Albunea carabus Matuta michaelseni Calappa rubroguttata  Xaiva mcleayi  Achaeus monodi Nassarius heynemanni Cyllene lyrata Oliva acuminata Mitra hamillei	Clovatula milleti Cythara angolensis Fustiaria rubescens Nucula crassicosta Nucula turgida Pecten exoticus Cardita regularis Cardita ajar Cardium ringens Tivela bicolor  Donax oweni Amphiura ungulata Amphioplus cincta Echinocyanus pusillus Plagiobrissus jullieni	Schizammina furcata Pholoe minuta Cirratulus cirratus Paraonis gracilis Petaloproctus terricola Clymene lumbricoides Clymene capensis Brada villosa Pherusa tropica  Lygdamis indicus  Amaeana accraensis Phascolion strombi Echiurus sp. Thalassema diaphanes Hippomedon robustus	Processa elegantula Ogyrides rarispina Callichirus foresti Upogebia deltaura Pagurus m'bizi Calappa peli Trophon fusulus Nassarius obliquus Drillia balista  Clavatula lineata  Turris undatiruga Pleurobranchaea gela Tellina compressa Rhopalodina gracilis	Spio multioculata Aonides oxycephala Eocuma cochlear Ampelisca aequicomis Upogebia crosnieri Clavatula lelieuri Cythara atlantidea Nuculana fragilis Antedon dubenii Hippoporidra senegambiensis	Schizammina sp. Onuphis amoureuxi Heterospio longissima Aricia cuvieri Clymene gracilis Eriopisa epistomata Alpheus macrocheles Pontophilus bidens Chaetoderma abidjanense	

TABLEAU III
Espèces présentant une affinité pour la matière organique (écarts négatifs) et sans affinité (écarts positifs)

Espèces	Écart ordination carbone/ ordination lutites	Espèces	Écart ordination carbone/ ordination lutites
Petaloproctus terricola	- 260	Lanice conchylega	+ 148
Clavatula smithi	- 199	Clavatula strebeli	+ 103
Drillia pyramidata	- 198	Ophiopsila guineensis	+ 91
Laurentiella heterocheir	- 195	Pseudomyra m'bizi	+ 83
Ochetostoma glavcum	- 194	lphinoe tenella	+ 81
Callichirus foresti	- 191	Upogebia crosnieri	+ 80
Paguristes hispidus	- 190	Onuphis amoureuxi	+ 76
Clavatula lineata	- 183	Golfingia margaritacea	+ 36
Ogyrides rarispina	- 162	Brada villosa	+ 35
Macoma cumana	- 140	Amphicteis pennata	+ 34
Parahexapus africanus	- 114	Prionospio ehlersi	+ 33
Amaeana accraensis	- 105	Marphysa kinbergi	+ 33
Lumbriconereis heteropoda	- 94	Aspidosiphon hartmeyeri	+ 30
Clavatula milleti	- 85	Rhopalodina gracilis	+ 68
Palaemon hastatus	- 83	loimia medusa	+ 66
Amphioplus bananensis	- 81	Ampelisca ctenopus	+ 65
Aloidis dautzenbergi	- 33	Tharyx marioni	+ 65
Nucula crassidens	- 35	Thalassema sp.	+ 63
Manningia posteli	- 65	Chlorotocus crassicornis	+ 63
Clavatula coerulea	- 64	Chaetoderma abidjanense	+ 63
Modiolus stultorum	- 64	Glycera rouxi	+61
Aspidosiphon mulleri	- 60	Amphiura filiformis	+ 60
Natica fanel	- 58	Chloeia venusta	+ 60
Rhopalodina lageniformis	- 53	Cadulus nicklesi	+ 55
Dentalium intesi	- 56	Monodaeus rouxi	+ 54
Aloidis sulcata	- 53	Harpinia sp.	+ 53
Euphione sp.	- 52	Ampelisca diadema	+ 53
Tellina compressa	- 52	Amphioplus aciculatus	+ 52
Paraonis gracilis	- 51	Clymene palermitana	+ 52
Porcellana longicornis	- 50	Pista grubei	+ 51
· ·		Cardita lacunosa	+ 51
		Ampharete kerguelensis	+ 51
		Nassarius turbineus	+ 50
		Clymene gracilis	+ 50

Dans l'ordination sur le facteur médiane (figure 3), les discontinuités faunistiques ne correspondent pas non plus aux limites des groupes dimentionnels granulométriques des géologues ; les principales peuvent être placées à 110, 190, et 340 µm et définissent des contingents faunistiques liés aux sables très fins, fins, moyens et grossiers. De nombreuses espèces sont tolérantes vis-à-vis de la taille des grains. On ne peut guère retenir que Clavatula coerulea (sables fins), Thalenessa vazensis, Paguristes difficilis, Hastula lepida, Plagiobrissus jullieni (sables moyens), Cirolana spB (sables grossiers), comme espèces types de contingents.

L'ordination sur le facteur carbonate (figure 4) se présente sous la forme d'un continuum dont on ne peut séparer que les 26 espèces qui se situent au-delà de la valeur 18 sur l'échelle et qui présentent les plus fortes affinités pour les fonds hétérogènes à teneurs élevées en carbonate. Il s'agit (dans l'ordre croissant des valeurs) de Pagurus m'bizi, Scalibregma inflatum, Harmothoe antilopis, Pennatula rubra, Maldane sarsi, Apanthura spA, Macoma bruuni, Amphicteis gunneri, Lumbriconereis coccinea, Amphiura filiformis, Monodaeus rouxi, Piromis arenosus, Polynices fusca, Philine sp., Haliophasma spD, Upogebia

TABLEAU IV
Espèces présentant une affinité pour l'azote (écarts négatifs) et sans affinité (écarts positifs)

Espèces	Écart ordination azote/ ordination carbone	Espèces	Écart ordination azote/ ordination carbone
Onuphis bihanica	- 91	Lumbriconereis impatiens	+ 32
Ampelisca aequicornis	- 83	Onuphis conchylega	+ 69
Lepidasthenia brunnea	- 58	Clavatula gabonensis	+ 62
Amphicteis pennata	- 53	Cythara atlantidea	+ 59
Tharyx marioni	- 53	Phascolion sp.	+ 53
Echiurus sp.	- 55	Ophiactis lymani	+ 46
Onuphis amoureuxi	- 53	Nuculana fragilis	+ 45
Pista grubei	- 49	Ophiothrix congensis	+ 44
Chaetoderma abidjanense	- 43	Macoma cumana	+ 44
Ampharete kerguelensis	- 46	Antedon dubenii	+ 44
Virgularia tuberculata	- 42	Nuculana tuberculata	+ 43
Scalibregma inflatum	- 41	Aricidea assimilis	+ 43
Dasybranchus caducus	- 38	Aricia faetida	+ 40
Thalassema diaphanes	- 36	Aonides oxycephala	+ 39
Cirolana spA	- 36	Heterospio longissima	+ 39
Potidoma sp.	- 35	Parahexapus africanus	+ 38
Melinna palmata	- 34	Disoma orissae	+ 33
Philine sp.	- 33	Ampelisca ctenopus	+ 35
Phascolion strombi	- 32	Goniada multidentata	+ 34
Cadulus nicklesi	- 32	Amphipholis bananensis	+ 34
Nassarius tritoniformis	- 31	Nassarius obliquus	+ 33
Epidiopatra hupferiana	- 30	Turris torta	+ 33
		Mactra nitida	+ 33
		Ogyrides rarispina	+ 32
		Onchnesoma steenstrupi	+ 31
		Drillia pyramidata	+ 31
		Cirratulus filiformis	+ 30
		Isolda whydahensis	+ 30
		Phascolion hupferi	+ 30

deltaura, Ebalia sp., Melinna palmata, Cirolana spA, Glycera lapidum, Aloidis gibba, Thalassema diaphanes, Nematonereis unicornis, Haliophasma spA, Schizammina furcata, Thalassema sp. Toutes ces espèces font partie des contingents de sables vaseux et vases sableuses et se situent dans l'étage circalittoral du large ou à la limite inférieure du circalittoral côtier, ce qui correspond parfaitement aux fonds détritiques organogènes envasés.

## Répartition des espèces et matière organique

De nombreux travaux (NICHOLS, 1970; LIE, 1978; DOMAIN, 1980, entre autres) ont souligné la liaison entre teneurs du sédiment en éléments fins et en matière organique. C'est également le cas en Côte-d'Ivoire. De ce fait, les ordinations des espèces sur les facteurs lutites, carbone et azote sont très proches les unes des autres; on trouve ainsi respectivement des valeurs de r (coefficient de corrélation de rang de Spearman) égales à 0,92 entre ordinations lutites et carbone, 0,94 entre ordinations lutites et azote, 0,99 entre ordinations carbone et azote. Dans ces conditions, mieux vaut noter les espèces qui présentent les plus fortes différences de rang dans les ordinations « lutites » et « carbone » d'une part, dans les ordinations « carbone » et « azote » d'autre part pour mettre en évidence celles qui manifestent le plus (ou le moins) d'affinité pour la matière organique totale dont la teneur en carbone est l'indice, le plus (ou le moins) d'affinité pour l'azote, indice de matière organique non dégradée (tableaux III et IV).





On constate que les espèces qui recherchent la matière organique fréquentent, pour la plupart, les fonds de sables vaseux de l'infralittoral, biotope sous l'influence des apports fluviatiles et lagunaires. Le long du gradient profondeur, l'affinité décroît de l'infralittoral à la marge externe. Le long du gradient teneur en lutites, l'affinité diminue quand l'envasement augmente. On n'a donc pas le droit, d'après cette dernière observation, de conclure qu'une espèce recherche la matière organique dès lors qu'elle est récoltée dans un sédiment à teneur élevée en carbone où la matière organique peut être piégée sous une forme peu assimilable et où les échanges eau-sédiment peuvent être faibles. Il est donc plus important de disposer de valeurs de flux (facteur dynamique) que de teneur du sédiment (paramètre statique) et il est essentiel d'en déterminer la nature biochimique. Le résultat de l'analyse rappelle simplement que ces flux sont particulièrement importants aux faibles profondeurs et près du débouché de fleuves ou de lagunes et qu'il s'agit vraisemblablement d'une matière organique plus fraîchement produite.

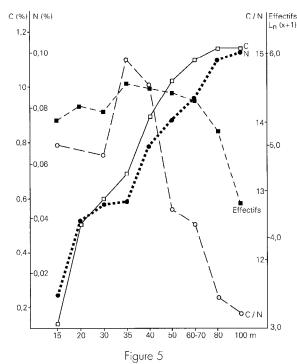
Les espèces qui présentent des affinités vis-à-vis de la présence d'azote sont, en revanche, nombreuses dans la partie profonde du plateau (étage circalittoral du large) ou sur la marge externe, dans les sables vaseux et les vases sableuses ; c'est là en effet que les teneurs en azote sont élevées et que, surtout, le rapport C/N est le plus faible.

Ces quelques observations mettent en évidence la complexité des relations faune-matière organique dans le sédiment et incitent à en approfondir l'étude. On a donc été amené, compte tenu des données disponibles, à entreprendre une analyse de variance pour examiner, en fonction de la profondeur et de la position en longitude, les variations des valeurs de taux de carbone, d'azote, du rapport C/N, et du descripteur dont on peut disposer comme indice de la richesse faunistique : les effectifs par prélèvement [1]. Des résultats préliminaires figurent dans INTÈS et LE LŒUFF (1986a) et seront approfondis ici.

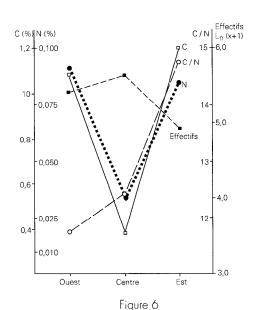
On considère les distributions de C, N, C/N et des effectifs — exprimés en Ln (x + 1) — en fonction de la profondeur d'une part, la situation en longitude d'autre part, selon trois strates ou régions : est, entre Grand-Bassam et Trou-sans-Fond ; centre, entre Trou-sans-Fond et Jacqueville ; ouest, représentée par les radiales devant Grand-Lahou et Sassandra. On aboutit aux conclusions suivantes : toutes les variables, C, N, C/N, effectifs, dépendent significativement de la situation bathymétrique (effet « profondeur », figure 5) et de la position en longitude des prélèvements (effet « région », figure 6). Il y a, de plus, interaction significative de ces deux facteurs, qu'il faut rattacher au contexte sédimentaire, variable dans chaque région avec la profondeur, dans le cas des taux de carbone et d'azote. Le rapport C/N et les effectifs ne subissent pas cette interaction. On constate que la région centrale, où les apports continentaux sont faibles, se distingue des deux autres par les teneurs plus modérées de ses sédiments en carbone et azote alors que sa richesse faunistique est forte. En revanche, la région orientale est significativement plus pauvre en effectifs avec un rapport C/N plus élevé.

Ces résultats montrent aussi sans ambiguïté qu'on ne peut lier la richesse faunistique aux teneurs élevées du sédiment en matière organique : c'est précisément dans la région centrale, là où C et N prennent les valeurs les plus basses, que les effectifs sont les plus importants ; en bordure de plateau où la matière organique est abondante, les effectifs sont modestes. Le rapport C/N semble être un meilleur indice ; la région orientale, où C/N est élevé, est aussi celle où la richesse en effectifs est la plus faible ; en revanche, si l'on considère les répartitions selon la profondeur, il y a, paradoxalement, évolution parallèle des courbes des effectifs et de C/N. Il faut donc se garder d'interprétations simplistes ; le facteur granulométrie joue en fait un rôle primordial ; 77 % des espèces ont leur préférendum, vis-à-vis des lutites, dans la plage de valeurs 0-38 %. Les sédiments au large de Grand-Bassam d'une part, de Grand-Lahou et Sassandra d'autre part, ont des teneurs respectives de 42 et 43 % de lutites alors qu'on ne mesure que 19 % entre Jacqueville et Abidjan ; de ce point de vue, la région centrale s'avère plus favorable aux invertébrés benthiques. De même, la teneur moyenne en lutites augmente avec la profondeur : 5 % à 20 m, 33 % à 40 m, 52 % à 60 m, 60 % à 80 m, 66 % à 100 m et on observe une chute des effectifs au-delà de 60-70 m (figure 5).

Dans tout ce chapitre « Structure spatiale », les valeurs d'effectifs indiquées et utilisées dans les analyses seront rapportées à 100 l de sédiments récoltés à la draque.



Moyennes des teneurs en carbone et azote des sédiments, du rapport C/N, des effectifs de la faune exprimés en Ln (x+1), aux profondeurs de prélèvement.



Moyennes des teneurs en carbone et azote des sédiments, du rapport C/N, des effectifs de la faune exprimés en Ln (x+1), dans les trois régions considérées.

Il faut enfin noter (figure 6) que si les valeurs élevées de C et N se rencontrent à l'est et à l'ouest, les plus faibles valeurs de C/N se situent à l'ouest, là où l'upwelling est le plus intense ; elles se rapprochent alors de celles mesurées par DE MIRO ORELL (1973) et DOMAIN (1980) dans la région sénégalo-mauritanienne. À l'est, en revanche, région qui reçoit les apports de la lagune Ébrié, le rapport C/N est élevé ; d'après DUFOUR (1984) la production primaire de ce système lagunaire équivaudrait à celle d'un upwelling océanique modéré, mais le rapport des biomasses pélagiques animales et végétales ne serait que de l'ordre de 3 % alors qu'il atteindrait 27 % en moyenne dans le milieu marin de Côte-d'Ivoire. D'où probablement ce rapport C/N élevé dans les sédiments, au large de Grand-Bassam, indice d'une origine végétale (GLÉMAREC, 1964 ; ESTABIIFR et al., 1984).

## **PEUPLEMENTS**

Dans l'étude des peuplements, une double approche est, d'une façon générale, utilisée :

- 1° on détermine des distances entre espèces en tenant compte de leurs effectifs dans les prélèvements pour constituer des groupements ou assemblages;
- 2° on calcule des distances entre prélèvements, d'après leur composition faunistique, pour aboutir à la définition de communautés, concept qui réunit à la fois la notion de biotope (chaque prélèvement concerne une station définie par un certain nombre de caractères physiques) et de contenu faunistique; une synthèse des résultats d'une analyse de gradient et d'une analyse des correspondances portant sensiblement sur le même jeu de données aboutit aux conclusions qui vont suivre; les deux méthodes sont en effet jugées complémentaires (INTÈS et LE LŒUFF, 1986b).

# Assemblages d'espèces

Sept assemblages sont définis. La faune qui les compose est donnée en annexe. On distinguera :

— les espèces sabulicoles de l'infralittoral;



- les espèces sabulicoles du circalittoral côtier ;
- les espèces des sables vaseux de l'infralittoral ;
- les espèces des sables vaseux du circalittoral côtier ;
- les espèces des vases sableuses et vases du circalittoral côtier et du circalittoral du large ;
- les espèces des fonds détritiques organogènes envasés ;
- les espèces profondes de la marge externe.

Des représentations de ces assemblages sont données dans les plans température/lutites (figure 7) et carbonate/lutites (figure 8) de l'analyse de gradient, ainsi que dans le plan (I, II) de l'analyse des correspondances (figure 9).

Les deux facteurs qui apparaissent les plus importants pour expliquer la répartition des espèces sont, et ce n'est pas une surprise en écologie benthique, la bathymétric (ou le gradient température) et la teneur

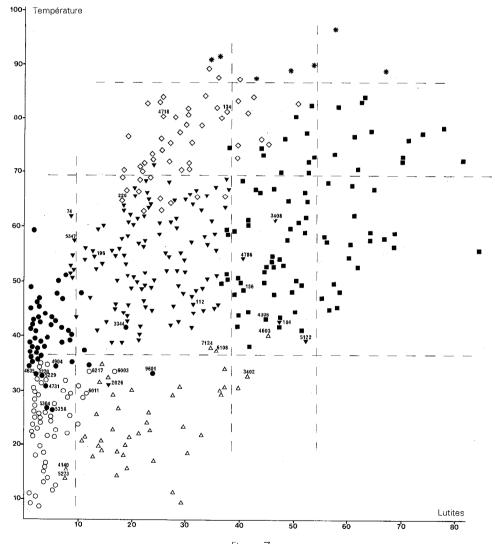
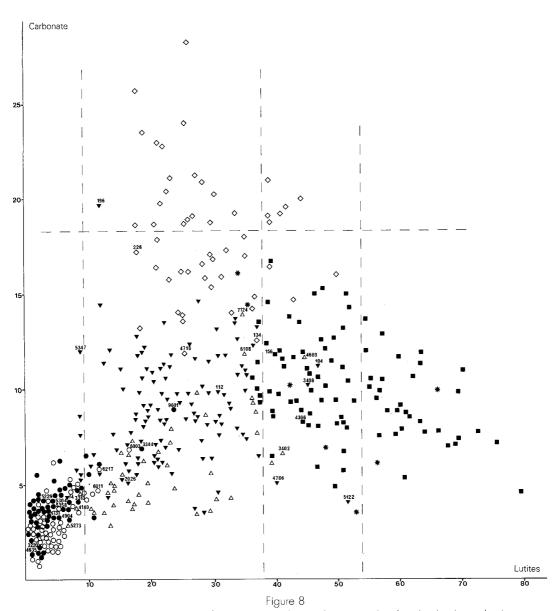


Figure 7

Analyse de gradient ; représentation des espèces par leurs valeurs centrales dans le plan lutites/température. Les symboles désignent l'appartenance à un assemblage : 1 (O), 2 (●), 3 (△), 4 (▼), 5 (■), 6 (◊), 7 (\*).

Une échelle arbitraire 0-100 est adoptée pour la température de façon à simplifier les calculs. On trouvera dans INTÈS et LE LOEUFF (1984) la correspondance entre cette échelle, la température moyenne sur le fond et la profondeur.

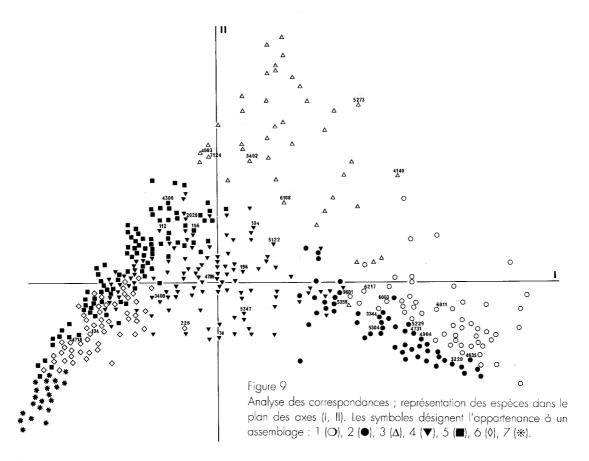


Analyse de gradient ; représentation des espèces par leurs valeurs centrales dans le plan lutites/carbonate. Les symboles désignent l'appartenance à un assemblage : 1 ( $\bigcirc$ ), 2 ( $\bigcirc$ ), 3 ( $\triangle$ ), 4 ( $\triangledown$ ), 5 ( $\bigcirc$ ), 6 ( $\bigcirc$ ), 7 ( $\ast$ ).

en éléments fins du sédiment. Les teneurs en carbonate et carbone, pour être des facteurs secondaires, permettent cependant, d'une part de mettre en évidence une faune des sédiments hétérogènes (carbonate), d'autre part de mieux séparer les ensembles faunistiques sur sables vaseux (carbone).

La composition taxonomique (tableau V) des différents groupes permet d'opposer les trois premiers assemblages où dominent crustacés (26, 48 et 33 %) et mollusques (38, 31 et 40 %) aux quatre derniers où les polychètes deviennent de plus en plus prépondérants (39, 43, 49 et 57 %). On notera aussi l'importance des mollusques (30 %) dans les sédiments hétérogènes (assemblage 6) où ils trouvent un biotope favorable.

La proportion des catégories trophiques dans chacun des assemblages (tableau VI) donne des informations sur l'économie alimentaire des peuplements (MASSÉ, 1963), les relations entre espèces et sédiment, les équilibres interspécifiques. Les déposivores, puis les carnivores, sont dominants avec, ensemble, près de 75 % des espèces. Les déposivores, toujours présents de façon notable, voient leur nombre culminer dans le groupe des espèces des sables vaseux du circalittoral côtier. Les carnivores sont prépondérants chez les sabulicoles du circalittoral côtier et les espèces de la marge externe. La proportion de limivores



(dont une majorité de polychètes) augmente avec l'envasement du substrat et, corrélativement, avec l'accroissement du taux de matière organique, atteignant son maximum chez les espèces des vases et vases sableuses. Le rôle des filtreurs est notable dans les deux assemblages de l'infralittoral, étage où les

TABLEAU V
Proportion des principaux taxons dans les assemblages d'espèces

Assemblage		1	2	3	4	5	6	7	Total faune
Nombre d'esp	èces	53	52	43	118	92	53	21	432
Cnidaires	(%)	6	-	2	1	3	2	-	2
Polychètes	(%)	1 <i>7</i>	13	14	39	43	49	57	34
Géphyriens	(%)	-	2	7	4	5	6	5	4
Crustacés	(%)	26	48	33	24	18	30	19	27
Mollusques	(%)	38	31	40	27	15	9	14	25
Échinodermes	(%)	11	4	2	4	10	2	-	6

TABLEAU VI Proportion des catégories trophiques dans les assemblages d'espèces

Assemblage		1	2	3	4	5	6	7	Total faune
Nombre d'es	pèces	53	52	43	118	92	53	21	432
Carnivores	(%)	40	44	33	35	25	38	48	35
Déposivores	(%)	30	38	37	43	39	38	33	38
Limivores	(%)	4	8	7	7	19	13	14	10
Filtreurs	(%)	24	8	21	13	16	11	5	15
Herbivores	(%)	2	2	2	2	1	-	-	2

turbulences sont les plus fortes et les productions primaire et secondaire les plus élevées. Quant aux herbivores, ils sont partout rares sur ces fonds meubles et disparaissent, ce qui est normal, au-delà du circalittoral côtier où l'assimilitation chlorophyllienne benthique n'est plus possible. Comme dans le cas des polychètes seules (INTÈS et LE LCLUH, 1986a), il n'a pas été possible de mettre en évidence de différence statistiquement significative dans la structure trophique des assemblages, même si l'on est tout près du seuil de 95 %. De même, aucune des catégories trophiques n'a de distribution significativement hétérogène dans l'ensemble des assemblages, pas même les limivores.

#### Communautés

L'interprétation des résultats tirés de l'analyse de gradient et de l'analyse des correspondances aboutit à distinguer sept unités de peuplement :

- la communauté des sables moyens à très fins de l'infralittoral et du circalittoral côtier ;
- la communauté des sables vaseux de l'infralittoral ;
- la communauté des sables vaseux du circalittoral côtier :
- la communauté des vases sableuses et vases du circalittoral côtier ;
- la communauté du détritique organogène envasé (= sables vaseux et vases sableuses hétérogènes du circalittoral du large);
- la communauté des vases du circalittoral du large ;
- la communauté de la marge externe.

On trouvera une représentation de ces structures dans les plans température/lutites (figure 10), carbonate/lutites (figure 11) de l'analyse de gradient, ainsi que dans le plan (I,II) de l'analyse des correspondances (figure 12).

Comme il fallait s'y attendre, on observe une grande analogie entre assemblages d'espèces et com-

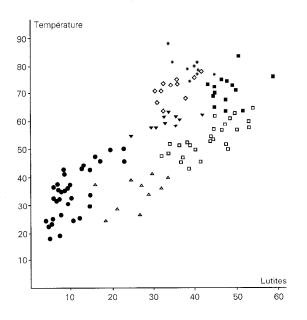


Figure 10

Analyse de gradient ; représentation des prélèvements par leurs valeurs faunistiques dans le plan lutites/température. Les symboles désignent l'appartenance à une com-

1 (
$$\bullet$$
), 2 ( $\Delta$ ), 3 ( $\nabla$ ), 4 ( $\square$ ), 5 ( $\Diamond$ ), 6 ( $\blacksquare$ ), 7 ( $\divideontimes$ ).

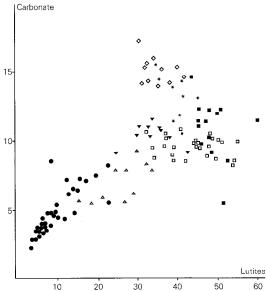
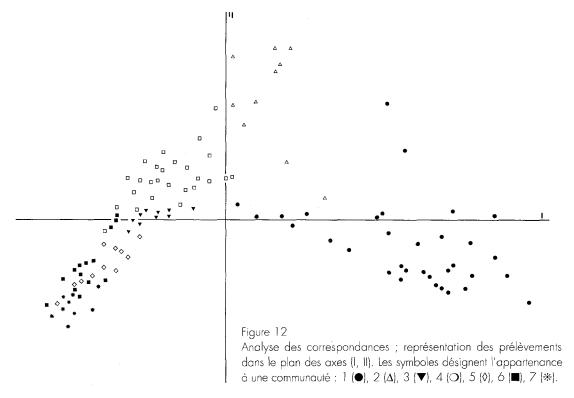


Figure 11

Analyse de gradient ; représentation des prélèvements par leurs valeurs faunistiques dans le plan lutites / carbonate. Les symboles désignent l'appartenance à une communauté:

Échelle de température : même remarque que pour la figure 7.





munautés, à deux différences près. Alors que, chez les espèces sabulicoles, on peut distinguer celles qui appartiennent aux deux étages les plus côtiers, un seul grand peuplement sur sables est mis en évidence : de très nombreuses espèces sabulicoles sont en effet tolérantes vis-à-vis du facteur climatique et se rencontrent dans les deux étages. En revanche, si les organismes les plus vasicoles ne peuvent être séparés, la position de nombreuses espèces près de la limite des deux étages du circalittoral n'autorisant pas la formation de deux assemblages, les analyses parviennent à distinguer deux unités de peuplement vasicoles, l'un dans le circalittoral côtier, l'autre dans le circalittoral du large.

# Caractères des unités de peuplement

## Caractères externes : les biotopes

Les données sur les biotopes figurent au tableau VII. On note que les deux peuplements de sables vaseux (2) et (3), n'occupent qu'une frange bathymétrique étroite. Le biotope des fonds organogènes (5) correspond bien à des sédiments de teneur moyenne en carbonate très supérieure à celle de tous les autres. On relève les plus fortes valeurs des taux de carbone et d'azote dans le biotope des vases et vases sableuses du circalittoral côtier (4), mais ces valeurs sont également élevées dans les sables vaseux de l'infralittoral (2) où l'envasement n'est que modéré ; on rencontre notamment ces sables vaseux au débouché des fleuves et le biotope est donc particulièrement exposé aux effets des crues (baisse de salinité, turbidité accrue, apport de sels nutritifs et particules organiques en suspension). Les sables (1), bien classés, peuvent, sur des fonds de 10-15 m, être remués sous l'action de fortes houles ; ils sont beaucoup plus stables vers 40 m. Il est enfin intéressant de signaler que le biotope (4) coïncide précisément avec le fond de pêche à crevettes pénéides de Côte-d'Ivoire (GARCIA, 1977, LHOMME ET VENDEVILLE, dans cet ouvrage).

Tous ces biotopes s'organisent, sur le plateau continental de Côte-d'Ivoire, en deux séries biosédimentaires principales :

— dans les régions peu ou pas touchées par la sédimentation actuelle (sud de Jacqueville), on observe, de la côte au large, des sables (infra- et circalittoral côtier), puis des sables vaseux (circalittoral côtier), enfin les fonds détritiques organogènes jusqu'en bordure de plateau ;

TABLEAU VII

Caractères physiques des biotopes : moyennes, écarts-types, valeurs minimales et maximales de la profondeur, du taux de lutites, de la médiane granulométrique, des teneurs en carbonate, carbone, azote du sédiment

Biotopes		Profondeur (m)	Lutites (%)	Médiane (m)	Carbonate (%)	Carbone (%)	Azote (%)
	Moyenne	26	3	236	3,0	0,137	0,010
1	Écart-type	10	3	114	2,2	0,085	0,007
	Valeur min.	10	0	90	0,2	0,061	0,003
	Valeur max.	40	11	460	10,4	0,372	0,028
	Moyenne	20	24	99	7,6	1,293	0,091
2	Écart-type	5	12	15	5,1	0,502	0,03
	Valeur min.	10	8	85	2,8	0,326	0,040
	Valeur max.	25	43	120	15,0	1,740	0,12
	Moyenne	54	22	116	9,7	0,520	0,04
3	Écart-type	5	8	28	5,1	0,295	0,024
	Valeur min.	50	9	85	4,6	0,219	0,01
	Valeur max.	60	35	170	22,4	1,229	0,10
	Moyenne	43	64	Ŧ	8,8	1,664	0,120
4	Écart-type	9	21	=	4,1	0,562	0,04
	Valeur min.	30	35	=	2,0	0,850	0,060
	Valeur max.	60	96	-	19,9	3,168	0,24
	Moyenne	89	28	-	23,5	0,758	0,06
5	Écart-type	16	10	-	10,3	0,185	0,01
	Valeur min.	60	14	-	10,0	0,411	0,03
	Valeur max.	110	47	-	41,0	1,097	0,09
	Moyenne	89	75	-	6,8	1,399	0,11
6	Écart-type	12	19	-	2,5	0,640	0,04
	Valeur min.	<i>7</i> 0	43	-	2,8	0,780	0,074
	Valeur max.	100	98	-	11 <i>,7</i>	3,042	0,24

— dans les régions soumises à forte sédimentation par apports d'origine continentale (sud de Grand-Bassam), on rencontre la série : sables, sables vaseux infralittoraux, vases sableuses et vases du circalittoral côtier, vases du circalittoral du large.

Dans le premier cas, les fonds très vaseux sont absents et tout le circalittoral du large est occupé par la thanatocénose à algues calcaires et amphistégines qui s'étend au pied des barres de grès de plage, anciennes lignes de rivage submergées, et qui donne naissance à un sédiment hétérogène riche en carbonate. Dans le second cas, les vases néoformées viennent se déposer sur un substrat plus ancien ; le passage de sable-sable vaseux à vase peut s'effectuer alors pratiquement sans transition. Des variantes de ces deux situations types peuvent se rencontrer, notamment dans l'ouest.

#### Caractères internes

#### Les espèces caractéristiques

La simple présence de certains organismes peut permettre d'identifier, avec une bonne probabilité, un peuplement et son biotope. On parlera d'espèces caractéristiques.

En comparant la distribution des fréquences des espèces dans les biotopes avec celle qu'on observerait du fait des seuls lois du hasard (INTÈS et LE LŒUFF, 1986b), on peut mettre en évidence celles qui présentent une affinité significative pour une communauté (caractéristiques exclusives et électives, voir tableau VIII)

Plus les biotopes s'envasent, plus le nombre d'espèces caractéristiques diminue. La lecture du tableau II le laisse déjà présager : la plupart des espèces à affinité vasicole sont tolérantes aux variations du milieu sédimentaire.





TABLEAU VIII
Espèces caractéristiques des communautés benthiques de Côte-d'Ivoire

1		2	3	4	5	6	7
Sigalion opalinum Thalenessa dendrolepis Nephtys cirrosa Glycera tesselata Goniadides abidjanensis Dispio africana Ophelia kirkegaardi Armandia intermedia Galathowenia africana Epizoanthus senegambiensis Aspidosiphon venabulum Tmetonyx bruuni Urothoe leone Urothoe marina Mandibulophoxus stimpsoni Perioculodes longimanus Tiron intermedia Alima hieroglyphica Gastrosaccus sancius Processa parva Pontophilus wolffi Paguristes difficilis Paguridium minimum Spiropagurus elegans Albunea carabus Xaiva mcleayi	Nassarius heynemanni Cyllene lyrata Oliva flammulata Oliva acuminata Mitra hamillei Cythara angolensis Terebra senegalensis Terebra reticulare Hastula lepida Actaeon senegalensis Fustiaria rubescens Nucula crassicosta Nucula turgida Pecten exoticus Cardita regularis Cardita ajar Cardium ringens Tivela bicolor Donax oweni Amphiura ungulata Amphioplus cincta Echinocyanus pusillus Plagiobrissus jullieni Branchiostoma takoradii	Eurythoe parvecarunculata Petaloproctus terricola Aspidosiphon albus Ochetostoma glaucum Ogyrides rarispina Palaemon hastatus Laurentiella heterocheir Callichirus foresti Paguristes hispidus Phylira laevidorsalis Hexapinus africanus Nassarius obliquus Drillia pyramidata Clavatula lineata Clavatula coerulea Clavatula smithi Cardita lacunosa Macoma cumana Tellina compressa Genota mitraeformis Phacoides reyri Amphioplus aurensis Ophiactis lymani	Julienella foetida Panthalis oerstedi Goniada multidentata Laonice cirrata Cirratulus cirratus Aricidea assimilis Phascolion strombi Aspidosiphon hartmeyeri Iphinoe tenella Maera othonis Acanthosquilla septemspinosa Raninoides bouvieri Ebalia affinis Typhlocarcinodes integrifrons Trophon fusulus Phos gratoloupianus Drillia balista Clavatula diadema Clavatula strebeli	Aonides oxycephala Spio multioculata Scoloplos amiger Golfingia muricaudata Eocuma cochlear Clavatula lelieuri Antedon dubenii	Schizammina furcata Scalibregma inflatum Thalassema sp. Upogebia talismani	Onuphis amoureuxi Clymene gracilis Schizammina sp.	Ceratonereis costae Onuphis bihanica Ninoe saeva Auchenoplax crinita Cuspidaria abbrevia,



TABLEAU IX
Espèces les plus communes (à la fois fréquentes et abondantes) des communautés benthiques de Côte-d'Ivoire. Les espèces caractéristiques sont soulignées

1	2	3	4	5	6	7
Sthenelais zonata	Paguristes hispidus	Ophiophragmus acutispina	Ophiophragmus acutispina	Hyalinoecia fauveli	Marphysa kinbergi	Amphiura chiajei
Branchiostoma takoradii	Eurythoe parvecarunculata	Amphiura chiajei	Callianassa diaphora	Amphiura filiformis	Monodaeus rouxi	Amphiura filiformis
Ampelisca brevicornis	Callianassa diaphora	Hyalinoecia fauveli	Onchnesoma steenstrupi	Monodaeus rouxi	Schizammina labyrinthica	Onuphis bihanica
Echinocyanus pusillus	Nephtys lyrochaeta	<u>Aspidosiphon hartmeyeri</u>	Scoloplos armiger	Notomastus latericeus	Ophiophragmus acutispina	Notomastus latericeus
Oliva flammulata	Diopatra neapolitana	Typhlocarcinodes integrifrons	Amphipholis nudipora	Ophiophragmus acutispina	Notomastus latericeus	Ampelisca diadema
Onuphis eremita	Lumbriconereis heteropoda	Laonice cirrata	Sternaspis scutata	Dasybranchus caducus	Onuphis amoureuxi	Monodaeus rouxi
Xaiva mcleayi	Diogenes pugilator	Paguristes mauritanicus	Glycera unicornis	Marphysa kinbergi	Ampelisca diadema	Magelona cincta
Ophiura grubei	Amphioplus congensis	<u>Julienella foetida</u>	Diopatra neapolitana	Amphiura chiajei	Phyllochaetopterus socialis	Clymene palermitana
<u>Donax oweni</u>	Ochetostoma glaucum	Raninoides bouvieri	Phyllochaetopterus socialis	Eunice vittata	Schizammina sp.	Nematonereis unicornis
Diogenes pugilator	Aspidosiphon albus	Panthalis oerstedi	Scoloplos chevalieri	Nematonereis unicornis	Clymene gracilis	Ampharete kerguelensis
Philine aperta	Callichirus foresti	Automate evermanni	Schizammina arborescens	Clymene palermitana	Drilonereis filum	Paramphinome trionyx
Gastrosaccus sanctus	Amphipholis nudipora	Ampelisca latifrons	Nephtys lyrochaeta	Ampelisca diadema	Sternaspis scutata	Marphysa kinbergi
Dispio africana	Parahexapus africanus	Goniada multidentata	Paguristes mauritanicus	Pista cristata	Maldane decorata	Eunice vittata
Armandia intermedia	Ampelisca brevicornis	Phos grateloupianus	Schizaster edwardsi	Amphipholis nudipora	Chloeia venusta	Glycera rouxi
Nephtys cirrosa	Ophiophragmus acutispina	Amphioplus congensis	Automate evermanni	Scalibreama inflatum	Prionospio pinnata	Alpheus talismani
Terebra knockeri	Palaemon hastatus	Nephtys lyrochaeta	Machaerus oxyacantha	Nephtys lyrochaeta	Amphipholis nudipora	Auchenoplax crinita

TABLEAU X

Moyennes et écarts types (valeurs soulignées) du nombre d'espèces, des effectifs, de la diversité et de la régularité dans les communautés benthiques de Côte-d'Ivoire

Communautés	1	2	3	4	5	6	7
Nombre d'espèces	46,7	42,3	78,9	41,4	54,6	22,4	32,9
	<u>23,1</u>	12,5	<u>20,9</u>	<u>18,9</u>	<u>28,7</u>	<u>10,3</u>	<u>13,2</u>
Effectifs	122,1	167,9	267,9	151,2	199,8	61,1	91,2
	<u>69,8</u>	141,8	<u>140,1</u>	<u>110,8</u>	<u>218,3</u>	<u>55,8</u>	<u>43,3</u>
Diversité	4,68	4,46	5,37	4,41	4,72	3,62	4,16
	<u>0,80</u>	<u>0,69</u>	<u>0,58</u>	<u>0,59</u>	<u>0,63</u>	<u>0,78</u>	<u>0,80</u>
Régularité	0,88	0,84	0,86	0,85	0,86	0,84	0,84
	<u>0,05</u>	<u>0,13</u>	<u>0,09</u>	<u>0,09</u>	<u>0,10</u>	<u>0,15</u>	<u>0,08</u>

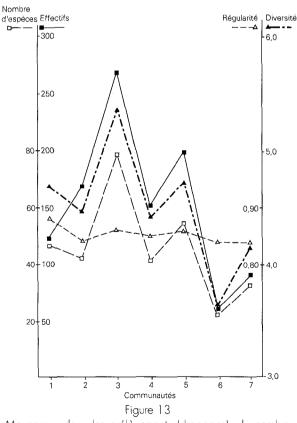
#### Les espèces dominantes

En zone tropicale, la notion de dominance est toute relative. Pratiquement aucune espèce n'est rencontrée régulièrement dans un biotope avec des abondances très supérieures à celles des autres. Une exception cependant : la polychète *Phyllochaetopterus socialis*, du fait de son mode de vie en agrégats de tubes, peut présenter une dominance élevée, particulièrement dans son biotope d'élection, les vases du circalittoral du large (moyenne de 20 %). Des concentrations importantes de *Paguristes hispidus* (sables vaseux de l'infralittoral) et *Echiurus* sp. (détritique organogène envasé) ont été notées mais en une seule occasion ; on ne peut donc leur accorder une grande signification.

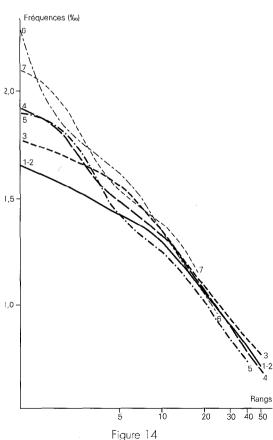
Il est cependant important de donner (tableau IX) la liste des espèces les plus communes dans chaque communauté, pour mieux en cerner le contenu faunistique. Cette liste permet aussi de repérer les espèces les plus largement répandues ; ainsi, l'ophiure Ophiophragmus acutispina est partout commune, sauf dans les sables et sur le talus ; la polychète Nephtys lyrochaeta et l'ophiure Amphipholis nudipora sont également présentes dans tous les milieux, dès lors qu'il y a envasement ; l'ophiure Amphiura chiajei est dans le même cas mais évite les vases pures. Enfin, les polychètes Marphysa kinbergi, Notomastus latericeus, l'amphipode Ampelisca diadema et le brachyoure Monodaeus rouxi peuplent tous les fonds de la partie profonde du plateau continental. En outre, le tableau fait ressortir les espèces à la fois caractéristiques et communes, qu'il faut donc considérer comme jouant un rôle particulièrement important dans les communautés (elles sont soulignées dans le tableau).

#### Les caractères synthétiques

Il s'agit (valeurs moyennes et écarts-types) du nombre d'espèces, des effectifs récoltés dans chaque unité de peuplement, de la diversité et de la régularité (tableau X et figure 13). L'allure des diagrammes rangs-fréquence dans chacune des communautés a également été tracée (figure 14).



Moyennes, dans les prélèvements (dragages), du nombre d'espèces, des effectifs, de la diversité (H', indice de Shannon-Weaver), de la régularité (H'/H' max.), dans les sept communautés benthiques identifiées.



Allure des diagrammes rangs-fréquence des espèces dans les sept communautés benthiques identifiées.

La régularité, élevée et pratiquement constante, avec cependant une légère tendance à diminuer de la côte vers le large, ne permet guère de caractériser les communautés. Il n'en va pas de même des trois autres descripteurs. Nombre d'espèces, effectifs et diversité restent à un niveau moyen dans les communautés (1) et (2), les plus littorales, qui apparaissent ici très voisines alors que leurs faunes sont bien distinctes, de même que dans les vases et vases sableuses de milieu de plateau de la communauté (4) ; les valeurs sont élevées dans les milieux faiblement envasés du circalittoral du large — communauté (5) du détritique organogène — et surtout du circalittoral côtier — communauté (3) — qui constituent donc les fonds les plus riches et diversifiés des sédiments meubles de Côte-d'Ivoire ; elles sont faibles dans la communauté (6) des vases profondes, et se relèvent sur la marge externe — communauté (7).

Sur les diagrammes rangs-féquences, on constate une évolution graduelle d'un peuplement à l'autre. Sans attacher une signification fonctionnelle aux formes des graphiques (maturité, stabilité...), cette évolution montre, quand on passe des communautés sableuses les plus littorales aux communautés de vases profondes, une accentuation de la dominance, modeste mais cependant sensible, d'un petit nombre d'espèces au sein des peuplements.

#### Discussion

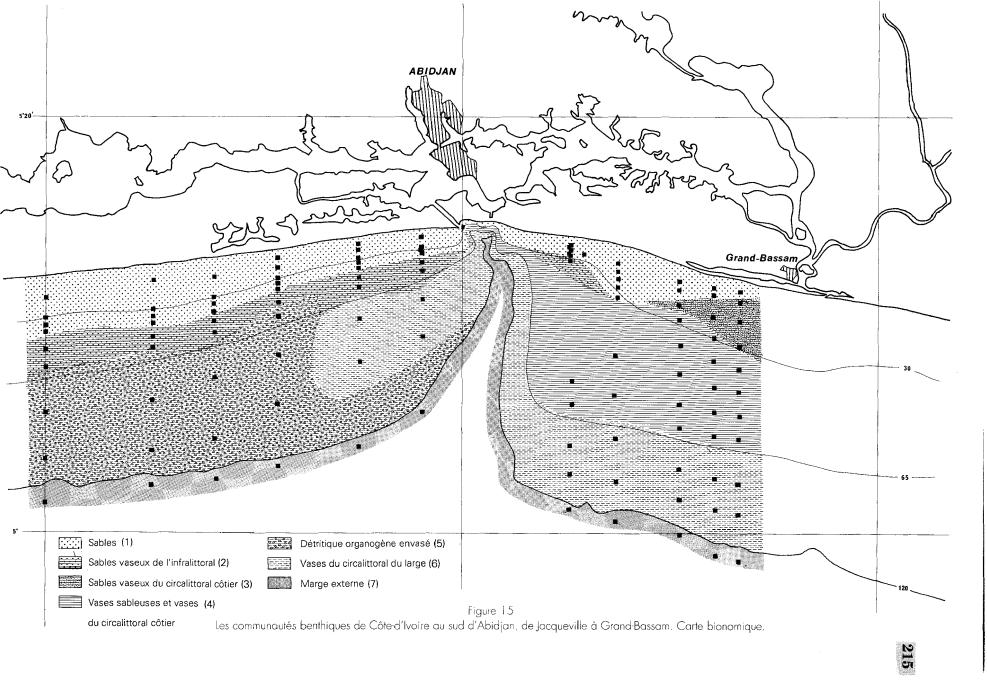
Chacune des sept unités de peuplement mises en évidence dans cette étude présente des caractères particuliers (espèces caractéristiques, espèces dominantes, richesse en espèces, densité, diversité) et occupe un biotope bien déterminé, ce qui correspond donc bien au concept de communauté benthique, et autorise le tracé d'une carte bionomique des fonds du plateau continental ivoirien entre Jacqueville et Grand-Bassam (figure 15).

La faune benthique de Côte-d'Ivoire est un élément de l'ensemble faunistique tropical ouest-africain qui peuple la zone s'étendant du cap Blanc au cap Frio. Plus précisément, la Côte-d'Ivoire fait partie de la région tropicale atypique qui, du cap des Palmes au front Togo-Bénin, subit des remontées saisonnières d'eau profonde. INTÈS et LE LŒUFF (1984) ont montré, à propos de la faune annélidienne, que cette région atypique se distingue par une richesse faunistique élevée. Ce travail a aussi mis en évidence une plus grande affinité de cette faune avec la faune boréale qu'avec celle d'Afrique du Sud.

On dispose, pour situer les écosystèmes benthiques de Côte-d'Ivoire dans l'ensemble tropical ouest-africain, de quelques études plus anciennes : COLLICNON (1957, 1960) en baie de Pointe-Noire (Congo), BUCHANAN (1958) au Ghana, LONGHURST (1958) en Guinée-Sierra Leone.

La baie de Pointe-Noire, milieu abrité, connaît des conditions hydrodynamiques très différentes de celles de Côte-d'Ivoire ; aussi ne peut-on guère établir de comparaison entre les peuplements des sables ; en revanche, on relève une certaine parenté entre la faune des sables vaseux infralittoraux de Côted'Ivoire et celle des sédiments modérément envasés de la baie de Pointe-Noire avec, notamment, la présence commune de Drillia pyramidata, Clavatula lineata, Clavatula coerulea, Fustiaria maltzani, Mactra nitida, Macoma cumana, Tellina compressa, Aloidis dautzenbergi. Sur des sédiments plus vaseux, on rencontre des organismes du circalittoral côtier de Côte-d'Ivoire alors que les profondeurs restent en général inférieures à 10 m au Congo : il s'agit de Pisa carinimana, Cancellaria cancellata, Clavatula diadema, Asthenotoma spiralis, Natica fanel, Modiolus stultorum, Phacoïdes lamothei, Cultellus tenuis, la plupart de ces espèces étant cependant tolérantes vis-à-vis du facteur profondeur ; Antedon dubenii constitue un faciès en baie de Pointe-Noire (fonds à comatules), tandis que Schizaster edwardsi peuple la fosse la plus vaseuse (10-16 m de profondeur) ; ces deux échinodermes sont strictement limités au circalittoral côtier en Côte-d'Ivoire. On assiste donc en baie de Pointe-Noire à une remontée de certains organismes, vraisemblablement favorisée par le calme qui règne dans la baie. Un phénomène analogue de remontée de peuplement vasicole côtier venant se surimposer au peuplement infralittoral a déjà été signalé par Hilly (1976) dans les Pertuis charentais.

Au Ghana, l' « inshore fine sand community » de Buchanan recouvre les peuplements infralittoraux de Côte-d'Ivoire sur sables et sables vaseux. On reconnaît Cavernularia elegans, Sthenelais zonata, Eurythoe parvecarunculata, Phylira laevidorsalis, Diogenes pugilator, Ogyrides rarispina, Clavatula lineata, Fustia-



ria maltzani, Cardium ringens, Mactra nitida, Macoma cumana, Amphioplus cincta... On ne retrouve cependant pas en Côte-d'Ivoire des aspects de cette communauté : les bancs à Owenia fusiformis, la zone à dentales (Dentalium congoense et Fustiaria maltzani), le fond à Macoma cumana.

La « sandy-silt community » est installée à cheval sur l'infralittoral et le circalittoral côtier ; le sédiment est déjà hétérogène et le peuplement composite, avec des espèces des communautés (1), (2), (3), (4), (5) de Côte-d'Ivoire : Aspidosiphon venabulum, Metapenaeopsis miersi, Processa parva, Portunus inaequalis (1) ; Eurythoe parvecarunculata, Tellina compressa, Rhopalodina lageniformis (2) ; Pherusa scutigeroides, Automate evermanni (3) ; Sternaspis scutata, Schizaster edwardsi (4) ; Upogebia talismani (5). La « sandy-silt community » est dominée par le gastropode Turritella annulata qui n'a été rencontré qu'à quelques exemplaires en Côte-d'Ivoire.

La « silty sand community » occupe des sables vaseux du circalittoral côtier où la proportion de fraction grossière organogène est élevée (jusqu'à 50 %). Les espèces appartenant au peuplement (3) de Côted'Ivoire dominent (Julienella foetida, Leanira yhleni, Goniada multidentata, Pterolysippe bipennata, Phos grateloupianus, Amphioplus aurensis, Ophiactis lymani); il s'agit vraisemblablement de la même unité bionomique.

L' « offshore coarse sand community » intéresse des fonds détritiques très grossiers (teneur en carbonate de 68 à 80 %) du circalittoral côtier profond et du circalittoral du large. Des organismes appartenant à la communauté (5) de Côte-d'Ivoire, notamment Schizammina furcata et Upogebia talismani accompagnés d'espèces diverses, des sables et sables vaseux (Onuphis eremita, Ophiura grubei, Phos grateloupianus, Amphioplus aurensis), ou plus vasicoles (Turris torta et Schizammina labyrinthica) sont également présents sur ces fonds du Ghana.

Au total, le milieu sédimentaire de la zone étudiée par Buchanan, au large d'Accra, est dominé par une série détritique beaucoup plus grossière que celle rencontrée en Côte-d'Ivoire. Il n'en reste pas moins que l'analogie entre peuplements de ces deux régions voisines est forte.

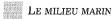
En Sierra Leone, Guinée, et dans une moindre mesure Gambie, LONGHURST décrit essentiellement deux peuplements sur le plateau continental, la « *Venus* community » et l'« *Amphioplus* community » séparés par une zone de transition.

La « Venus community », installée sur sables propres ou légèrement envasés, correspond à la communauté (1) de Côte-d'Ivoire. On retrouve Thalenessa dendrolepis, Sthenelais zonata, Spiropagurus elegans, Matuta michaelseni, Heterocrypta maltzani, Oliva flammulata, Oliva acuminata, Mitra hamillei, Cardium ringens, Ophiura grubei, Lingula parva.

L'« Amphioplus community », que LONGHURST rapproche des communautés à « Amphiura » d'Europe, couvre tous les fonds vaseux de l'infralittoral, du circalittoral côtier, et de la frange supérieure du circalittoral du large ; elle pénétrerait même les estuaires en subissant un appauvrissement de sa composition faunistique. On y relève la présence d'espèces des peuplements (2), (3), (4), (5) de Côte-d'Ivoire : Nassarius obliquus, Drillia pyramidata, Clavatula lineata, Mactra nitida, Macoma cumana, Aloïdis dautzenbergi, Rhopalodina lageniformis (2) ; Acanthosquilla septemspinosa, Automate evermanni, Amphioplus aurensis (3) ; Panthalis bicolor, Sternaspis scutata (4) ; Dasybranchus caducus, Maldane sarsi, Upogebia talismani, Amphiura filiformis (5). Dans une région où les passages entre catégories sédimentaires semblent se faire très progressivement et à une époque où l'on ne disposait pas encore de méthodes analytiques performantes, il était sans doute difficile d'établir des coupures dans ce grand ensemble cénotique.

LONGHURST décrit enfin une « deep shelf community » qui couvre les fonds meubles de 80 à 250 m, limite de sa prospection. Il cite des organismes qui n'ont pas été récoltés par dragage en Côte-d'Ivoire, mais on peut rapprocher ses résultats de ceux de LE LCEUFF et INTÈS (1968, 1969) obtenus au chalut, qui définissent une « faune du talus », les espèces communes citées étant *Pennatula phosphorea, Veretillium cynomoryum, Stichopus regalis, Cidaris cidaris.* 

La faune tropicale d'Afrique de l'Ouest et celle d'Europe possèdent en commun de nombreuses espèces. Une comparaison des communautés benthiques de Côte-d'Ivoire avec celles de Méditerranée, du golfe de Gascogne, de Manche, et de mer du Nord paraît donc s'imposer. On se référera à l'excellente revue du benthos nord-atlantique d'Europe rédigée par GLÉMAREC (1973) d'après de nom-



breuses références, ainsi qu'aux travaux de CABIOCH (1961, 1968), PICARD (1965), PÉRÈS (1967a, b), Guille (1970), Reyss (1971, 1972), Hily (1976), Retière (1979).

La « communauté des sables bien classés » de Côte-d'Ivoire doit être rapprochée des communautés de sables fins à Venus gallina d'Europe (dans le golfe de Guinée Venus declivis est l'espèce vicariante de Venus gallina). En Méditerranée, la communauté des sables fins à Spisula subtruncata (côte catalane) et la biocénose des sables fins bien calibrés (golfe de Marseille) font également partie de cette famille, dominée par les petits crustacés et les mollusques ; on y retrouve en particulier Magelona papillicornis, Perioculodes longimanus, Siphonocoetes sabatieri, Processa parva, Fustiaria rubescens. Des invertébrés comme Thalenessa dendrolepis, Nephtys cirrosa, Onuphis eremita, Gastrosaccus sanctus, Tellina donacina, Ophiura grubei, Echinocyanus pusillus, récoltés dans les sables de Côte-d'Ivoire, peuplent en Europe des substrats plus grossiers.

La « communauté des sables vaseux de l'infralittoral » dominée par des crustacés décapodes de petite taille et des gastropodes Turridae, avec de nombreuses espèces recherchant la matière organique, n'a guère d'homologue en Europe. Ni la communauté à Acrocnida brachiata - Clymene oerstedi, ni le faciès des sables vaseux à Nephtys hombergi (au large de Banyuls) ne lui ressemblent vraiment de par leur composition faunistique.

On peut tenter de rapprocher la « communauté des sables vaseux du circalittoral côtier » de celle des « sables vaseux à Amphiura filiformis et Tellina serrata ». De nombreuses espèces de ce peuplement de Côte-d'Ivoire sont également présentes en Europe mais le plus souvent dans des milieux différents, à l'exception de Cirratulus cirratus et Glycinde nordmanni dont les biotopes restent sensiblement les mêmes.

La « communauté des vases et vases sableuses du circalittoral côtier » trouve son équivalent en Europe dans les vases à Sternaspis scutata, Maldane glebifex ou Virgularia mirabilis. En Méditerranée, le faciès à Scoloplos armiger (côte catalane), avec Sternaspis scutata et Prionospio pinnata, de même que la biocénose des vases terrigènes côtières du golfe de Marseille, avec Virgularia mirabilis, Prionospio pinnata, Sternaspis scutata, sont également des exemples de cette famille de communautés.

La « communauté des fonds détritiques organogènes envasés » est à classer auprès des peuplements de sédiments hétérogènes du golfe de Gascogne à Nucula nucleus et Pitar rudis où sont signalés Eunice vittata et Pista cristata ainsi que de la sous-communauté à Auchenoplax crinita rencontrée au large de Banyuls avec Hyalinoecia fauveli et Lophogaster typicus, communes sur ce type de substrats en Côte-d'Ivoire, de même que Notomastus latericeus, Ampelisca diadema et Amphiura filiformis ; dans le golfe de Marseille, ce type de peuplement est également représenté, avec la biocénose du détritique du large où sont aussi signalés Lophogaster typicus, Nematonereis unicornis, Ampelisca diadema et Amphiura filiformis.

On trouve peu d'espèces communes à la « communauté des vases du circalittoral du large » et aux peuplements d'Europe rencontrés sur les mêmes substrats (en particulier, dans le golfe de Gascogne, les vases à Ninoe armoricana et Nucula sulcata) ; Clymene gracilis est cependant présent dans le détritique envasé de Marseille.

Dans les récoltes à 200 m, un renouvellement de la faune est sensible, manifestant le passage vers une faune bathyale typique. Ce qui a été défini comme « communauté de la marge externe » ne représente donc pas l'aspect le plus achevé du peuplement de la pente continentale, de nombreuses espèces du plateau descendant jusqu'à ce niveau. Ces remarques rejoignent celles de REYSS (1971) dans son étude des canyons de la côte catalane française. Dans le matériel collecté à la drague, seul le bivalve Cuspidaria abbreviata est retrouvé sur des fonds analogues en Atlantique nord-oriental; Auchenoplax crinita et Nucula sulcata, rencontrés à ce niveau en Côte-d'Ivoire vivent sur le plateau continental en Europe. En fait, il existe une grande analogie, déjà soulignée par LONGHURST (1958), entre la faune africaine et la faune européenne du talus. On rappellera les récoltes au chalut de LE LŒUFF et INTÈS (1968, 1969) qui ont permis de récolter des organismes comme Thenea muricata, Poecillastra compressa, Leiodermatium lynceus, Acanthocarpus brevispinis, Cidaris cidaris, Tethyaster subinermis, bien connus en Europe.

Au total, dans l'Atlantique oriental, en passant des régions boréales aux régions tropicales, on assiste à un important renouvellement de la faune des substrats meubles qui n'est cependant pas accompagné par un changement radical des écosystèmes benthiques. On retrouve sensiblement le même système d'étagement de la faune, de même que des conditions sédimentaires analogues liées, d'une part à l'arrivée en mer de matériel d'origine terrigène, d'autre part à la présence de constructions organogènes anciennes en cours de remaniement. De ce fait, on a affaire, quelle que soit la latitude, aux mêmes grands types de peuplement.

La communauté benthique de Côte-d'Ivoire qui présente la plus grande originalité est installée sur les sables vaseux infralitoraux, aux débouchés des fleuves et comprend un nombre élevé d'espèces endémiques du golfe de Guinée. Il faut également noter que les foraminifères coloniaux du genre Schizammina et surtout Julienella, signalés dans ce travail peuvent être très abondants sur certains substrats situés à l'ouest de la zone d'étude qui peuvent alors rappeler, par certains aspects, les fonds de maërl d'Atlantique nord-oriental ou de Méditerranée. Les foraminifères servent d'abri à toute une faune de petits crustacés et mollusaues et de support à de nombreux organismes sessiles.

# Variabilité temporelle

Les peuplements macrobenthiques sont caractérisés, par rapport à d'autres compartiments des écosystèmes marins, par une relative stabilité. Il n'en demeure pas moins que des mouvements, des évolutions ont lieu; des espèces se déplacent, quittent le substrat pour migrer dans la couche d'eau, s'enfouissent dans le sédiment; des recrutements se produisent, plus importants en certaines saisons, certaines années; des équilibres se modifient, suivant l'abondance des proies et des prédateurs, selon l'intensité des changements saisonniers.

Toute cette vie des écosystèmes, ces changements, peuvent être mesurés selon différentes échelles de temps. Dans ce qui va suivre, on donnera les informations qui ont pu être réunies sur les variabilités circadienne, saisonnière et interannuelle.

## VARIABILITÉ CIRCADIENNE

Peu d'observations existent qui permettent de mettre en évidence cette variabilité, liée aux changements d'activité des organismes, notamment des crustacés, au cours du nycthémère.

LE LŒUFF et BINET (1975) ont montré l'apparition dans le plancton nocturne des cumacés *Heterocuma* africana, *Bodotria bineti* et *Eocuma lanata* chez lesquels existent des rythmes d'activité avec plusieurs montées au cours d'une même nuit. Cette présence nocturne n'est pas constante mais se manifeste en mai et juin, c'est-à-dire en saison des pluies.

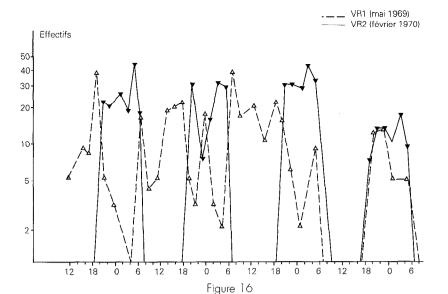
Deux campagnes de chalutage au chalut à crevettes, du 20 au 24 mai 1969, puis du 6 au 10 février 1970, sur les fonds de 45 m au large de Grand-Bassam, les chalutages se succédant sans interruption sur la même sonde pendant quatre jours et quatre nuits, ont été réalisées pour mettre en évidence les rythmes d'activité circadienne des organismes récoltés. Les invertébrés les plus mobiles, c'est-àdire les crustacés, présentent les rythmes d'activité jour-nuit les plus caractéristiques. On peut classer ainsi les espèces en deux groupes.

Celles du premier sont actives, se nourrissent et chassent de nuit ; un bel exemple est donné par Squilla mantis dont les captures n'ont eu lieu que de nuit au cours de la campagne de février (figure 16) ; on citera également dans ce groupe Squilla cadenati, Sicyonia galeata, Solenocera africana, Parapandalus narval, Pontocaris cataphracta, Raninoides bouvieri, Dromidiopsis spinirostris, Dorippe lanata, Macropipus rugosus, Scyllarus caparti, Scyllarus posteli.

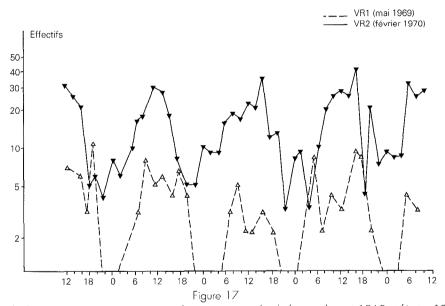
D'autres crustacés paraissent plus actifs le jour, en particulier certains pagures, comme *Paguristes mauritanicus* (figure 17), mais aussi *Dardanus pectinatus, Pagurus cuanensis*, de même que le brachyoure *Calappa peli*. Chez d'autres espèces de pagures : *Diogenes ovatus, Pagurus alatus, Pagurus m'bizi*, on n'observe pas de périodicité nette dans les captures ; il se peut que ces anomoures ne possèdent pas la faculté de s'enfouir dans le sédiment pendant la journée, d'où leur capture par le chalut quelle que soit l'heure.







Récoltes de Squilla mantis au cours des campagnes de chalutage de mai 1969 (VR 1) et février 1970 (VR 2).



Récoltes de Paguristes mauritanicus au cours des campagnes de chalutage de mai 1969 et février 1970.

Au cours de la campagne de mai, on peut observer que la régularité du rythme jour-nuit se trouve totalement perturbée chez certaines espèces, en particulier Squilla mantis (figure 16) mais aussi Squilla cadenati, Sicyonia galeata, Pontocaris cataphracta, Scyllarus posteli, Scyllarus caparti, Dorippe lanata. D'autres organismes, en revanche, ne sont pas touchés par le phénomène : Paguristes mauritanicus (figure 17), Pagurus cuanensis, Dardanus pectinatus, Calappa peli, espèces diurnes, mais aussi Solenocara africana, Dromidiopsis spinirostris, Macropipus rugosus, espèces nocturnes. En Côte-d'Ivoire, la saison des pluies commence en mai et très rapidement les eaux deviennent turbides. La campagne de 1969 a eu lieu précisément à ce moment où les eaux claires tendent à disparaître, le phénomène donnant lieu sans doute à des avancées, des retraits, des formations de lentilles d'eau turbide. On constate en effet, dans la journée du 23 mai, un rétablissement du cycle, chez les espèces jusque-là perturbées, donc, vraisemblablement, à un retour des eaux claires.

Il semble ainsi que le rythme de certains invertébrés (Squilla mantis) soit sous la dépendance de stimuli extérieurs (passage de la clarté à l'obscurité) tandis que d'autres (Paguristes mauritanicus) conservent inchangé leur cycle, réglé, probablement, par une forte « horloge biologique » interne.

## Variabilité saisonnière

La première tentative de mise en évidence de variations saisonnières dans les peuplements de Côted'Ivoire a eu lieu de mars 1966 à février 1967 au moyen de campagnes expérimentales périodiques de chalutage sur une radiale au large de Grand-Bassam (LE LŒUFF et INTÈS, 1968, 1969).

Sensiblement à la même période (septembre 1966 à octobre 1967), en une station au sud-ouest d'Abidjan, sur fonds de 20 m, dite « station côtière », le peuplement benthique a été suivi régulièrement, de façon qualitative, avec une drague comme engin de prélèvement.

Enfin, d'avril à décembre 1973, trois stations de la radiale de Grand-Bassam (18, 35 et 70 m) ont été échantillonnées tous les mois environ, cette fois avec un engin quantitatif, la benne Smith-McIntyre. À titre de comparaison, trois récoltes ont eu lieu également à la « station côtière », cette fois sur fond de 25 m.

## Faune benthique chalutable au large de Grand-Bassam

La répartition de la majorité des espèces n'est pas affectée par les fluctuations des conditions hydroclimatiques. Certains invertébrés apparaissent cependant sur les fonds en quantités importantes à certaines époques. Ainsi, les carides *Palaemon hastatus* et *Hippolysmata hastatoides* sont capturés à partir de juillet, fin de saison des pluies, et pendant la saison froide jusqu'en octobre ; ce sont des espèces d'eaux saumâtres qui viennent pondre en mer (très fort pourcentage de femelles ovigères dans les récoltes). Des femelles de grande taille du crabe de lagune *Callinectes amnicola*, le plus souvent ovigères, ont aussi été pêchées en mer ; d'après Charles Dominique et Hem (1981), ce brachyoure d'eaux saumâtres se reproduit dans la zone estuarienne de la lagune Ébrié et son passage en milieu marin reste accidentel. Autre espèce saisonnière, l'opisthobranche *Aplysia fasciata* est présent en saison chaude, en février-mars, en même temps que se développe, sur les fonds de 25 m, la petite algue *Hypnea musciformis*, dont il se nourrit ; la transparence des eaux est alors maximale.

Deux types de mouvements verticaux peuvent être notés : remontée vers le littoral en même temps que les eaux upwellées des crustacés Sicyonia galeata, Calappa peli, Macropipus rugosus, Portunus inaequalis et des échinodermes Luidia heterozona et Centrostephanus longispinus ; phénomène inverse, les crustacés Petrochirus pustulatus et, de nouveau, Portunus inaequalis, tendent à éviter les eaux chaudes et dessalées présentes en juin-juillet et en novembre-décembre sur les petits fonds, en se concentrant dans la zone la plus profonde de leur biotope.

Enfin, certaines espèces manifestent une vulnérabilité moindre à la capture en saison froide, par exemple le gastropode *Xenophora senegalensis* dont l'activité est sans doute alors plus réduite et qui s'enfouit davantage dans le sédiment (LE LŒUFF et al., 1971).

D'après les résultats de ces chalutages, les fonds les plus riches sont ceux de la zone médiane du plateau entre 35 et 50 m, donc dans le circalittoral côtier ; on trouve ensuite les fonds de l'infralittoral, enfin ceux du circalittoral du large, les plus pauvres. Ces données viennent corroborer les conclusions précédentes (figure 5). Nombre d'espèces et effectifs (figure 18) sont élevés en saison froide (août-septembre) et en saison chaude (de janvier à mars), faibles en saisons des pluies (juin-juillet) et des crues (d'octobre à décembre). Ces tendances sont encore mieux décrites si l'on considère les seules captures dans l'infralittoral (15-20-25 m) où les variations hydroclimatiques sont les plus intenses (figure 19).

# Suivi à la drague de la « station côtière »

Sur ces fonds de 20 m, le sédiment est un sable propre, fin, jaune-roux, et le peuplement est typique de la communauté des sables bien classés de l'infralittoral et du circalittoral côtier. Les conditions hydroclimatiques en 1966 et 1967 sont sensiblement normales ; on peut précisément suivre l'évolution des températures et salinités à 20 m en cette station (figure 20).

Les variations du nombre d'espèces et des effectifs (correspondant ici à 50 l de sédiment prélevé) au cours du temps (figure 21) sont tout à fait parallèles et présentent deux maxima, le plus important en

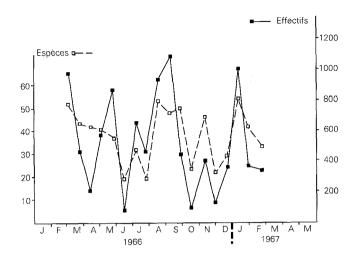
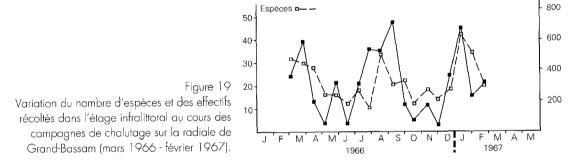


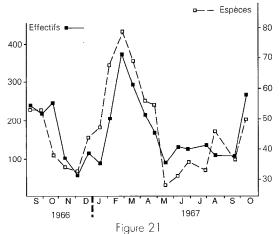
Figure 18 Variation du nombre d'espèces et des effectifs récoltés au cours des campagnes de chalutage sur la radiale de Grand-Bassam (mars 1966 - février 1967).

Effectifs

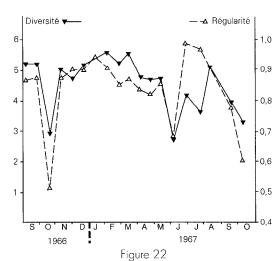


Salinité (‰) 36,0 35,0 34,0 33,0 32,0 31,0 30,0 M' Α М 1966 Température (°C) 30.0 28,0 26,0 24,0 22,0 20,0 18,0 16,0 J · J 1967 DJ M J 0 Μ

Figure 20 Variation des conditions hydrologiques à 20 m à la station côtière pendant les années 1966 et 1967 (température et salinité).



Variation du nombre d'espèces et des effectifs récoltés au cours du suivi par dragages du peuplement benthique à la station côtière (fonds de 20 m) de septembre 1966 à octobre 1967.



Variation des valeurs de diversité et régularité au cours du suivi par dragages du peuplement benthique à la station côtière (fonds de 20 m) de septembre 1966 à octobre 1967.

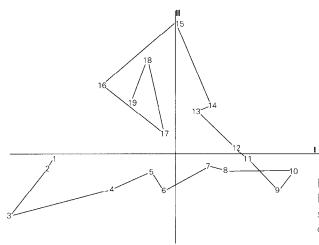


Figure 23 Évolution des prélèvements à la station côtière de septembre 1966 à octobre 1967 dans le plan des axes (I, II) d'une analyse des correspondances.

février-mars-avril (saison chaude), le second en septembre-octobre (saison froide). Les valeurs les plus faibles sont rencontrées en novembre-décembre (saison des crues) et en mai-juin-juillet (saison des pluies). Ces résultats sont analogues aux précédents. Une analyse de variance sur les données confirme l'existence d'un effet saisonnier significatif. Le suivi de la diversité et de la régularité (figure 22) apporte peu d'éléments complémentaires à la compréhension des phénomènes saisonniers ; les chutes de diversité observées en octobre 1966, puis juin et octobre 1967 s'expliquent par l'abondance inhabituelle de trois espèces, tour à tour *Diogenes pugilator, Echinocyanus pusillus, Ophiura grubei*. Dans le cas des deux échinodermes, il s'agit de l'installation sur le fond d'individus nouvellement recrutés, tandis que la forte concentration de pagures doit plutôt être liée à la présence d'une proie près du lieu de récolte (cadavre de poisson ou de gros invertébré).

L'évolution de la composition faunistique du peuplement a été mesurée au travers des résultats d'une analyse des correspondances. La représentation dans le plan (I, II) de l'analyse (figure 23) est la plus significative; on observe que le passage de la saison froide 1966 (points 1, 2, 3) à la saison chaude 1967 (points 7, 8, 9, 10, 11, 12) en passant par la période des crues (points 4, 5, 6) se fait par déplacement le long de l'axe 1; l'arrivée de la saison des pluies fait monter les points (13, 14, 15)

sur l'axe 2 ; et, enfin, il y a tendance au retour vers la position de départ quand revient la saison froide en 1967. L'ensemble évoque une boucle, certes incomplète, mais qui indique que la faune suit un cycle, en phase avec celui de l'hydroclimat. Il est possible de lier la présence de certaines espèces à des périodes du cycle mais une seule année d'observation n'est pas suffisante pour tirer des conclusions définitives.

# Étude quantitative

Les méthodes utilisées ont été mises au point au cours de travaux préliminaires menés en 1970 qui ont montré qu'avec dix opérations élémentaires (coup de benne) à chaque station on obtient un échantillon (correspondant à une surface prélevée de 1 m²) avec une bonne signification écologique, une précision sur les valeurs de biomasse de l'ordre de 20 à 25 %, et sur les effectifs d'environ 15 %. Le choix d'un tamis de 1 mm de vide de maille permet de récolter les juvéniles et les espèces de petite taille.

Les faunes des stations de la radiale de Grand-Bassam à 18, 35 et 70 m peuvent être respectivement rattachées à trois communautés :

- la communauté des sables bien classés de l'infralittoral et du circalittoral côtier ;
- la communauté des vases sableuses et vases du circalittoral côtier ;
- la communauté des vases du circalittoral du large.

La situation hydroclimatique de 1973 apparaît sur la figure 24. Après l'année de sécheresse de 1972, on assiste en 1973 au retour des pluies qui n'atteignent cependant pas le niveau de 1969, 1970, 1971. La saison froide est assez peu marquée, davantage cependant qu'en 1968, mais sa durée est plus longue que la normale, débutant en juin et se terminant début octobre. Les petites remontées d'eaux froides de saison chaude sont tout à fait notables de janvier à avril.

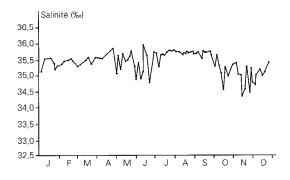
Si l'on considère les valeurs moyennes (tableau XI), les fonds de 35 m sur vases sableuses sont les plus riches aussi bien en nombre d'espèces qu'en effectifs et biomasse, ce qui confirme les observations précédentes, tout comme la faible densité d'organismes notée à 70 m. En revanche, les biomasses sont plus élevées à ce niveau que dans les sables infralittoraux, peuplés de très nombreux petits crustacés et mollusques qui contribuent peu à la biomasse. La diversité présente des écarts minimes entre stations tandis que la régularité tend régulièrement à augmenter avec la profondeur, ce qui n'est pas en accord avec les résultats de l'étude synécologique.

Le cycle annuel est incomplet (figures 25 et 26), mais on note une nouvelle fois que le peuplement le plus côtier (18 m) atteint son développement optimal en saison chaude. Le peuplement intermédiaire (35 m) présente deux maxima, l'un en saison chaude, l'autre en fin de saison froide-début de saison des

Tableau XI

Moyennes et écarts types (valeurs soulignées) du nombre d'espèces, des effectifs, de la biomasse, de la diversité et de la régularité aux quatre stations étudiées en 1973

Situation	Profondeur	Nombre d'échantillons	Nombre d'espèces	Effectifs	Biomasse	Diversité	Régularité
Station côtière	25 m	3	77,7 <u>13,5</u>	361,0 <u>221,5</u>	3,89 <u>1,47</u>	5,08 <u>0,39</u>	0,62 <u>0,10</u>
	18 m	7	47,6 <u>15,6</u>	274,4 134,2	1,49 <u>0,49</u>	4,10 <u>1,07</u>	0,53 <u>0,16</u>
Grand- Bassam	35 m	8	89,2 <u>19,2</u>	535,1 <u>158,7</u>	11,57 <u>3,61</u>	5,01 <u>0,45</u>	0,78 <u>0,04</u>
	<i>7</i> 0 m	5	49,4 17,9	129,2 <u>69,2</u>	4,42 1,50	5,01 <u>0,44</u>	0,90 <u>0,03</u>



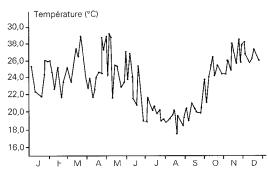
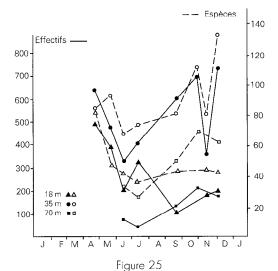
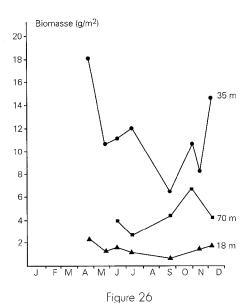


Figure 24 Conditions hydrologiques à 20 m à la station côtière pendant l'année 1973 (température et salinité).



Variation du nombre d'espèces et des effectifs par mètre carré aux stations 18, 35 et 70 m de la radiale de Grand-Bassam (récoltes à la benne Smith-Mc Intyre) d'avril à décembre 1973.



Variation de la biomasse (g/m²) aux stations 18, 35 et 70 m de la radiale de Grand-Bassam (récoltes à la benne Smith-Mc Intyre) d'avril à décembre 1973.

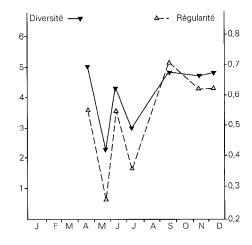


Figure 27 Variation des valeurs de diversité et régularité à la station 18 m de la radiale de Grand-Bassam (récoltes à la benne Smith-Mc Intyre) d'avril à décembre 1973.

crues, tandis que le peuplement profond (70 m), voit son nombre d'espèces, ses effectifs et sa biomasse culminer en fin de saison froide. Ces observations semblent montrer que la richesse benthique a tendance, au cours des saisons, à évoluer de façon inverse quand on va du littoral vers le large.

Diversité et régularité varient peu à 35 et 70 m ; en revanche, à 18 m, des chutes de valeurs se produisent (figure 27), liées à la présence en grand nombre de l'oursin Echinocyanus pusillus, consécutive à des recrutements successifs en mai et juillet. Le même phénomène a eu lieu en juin de l'année 1967.

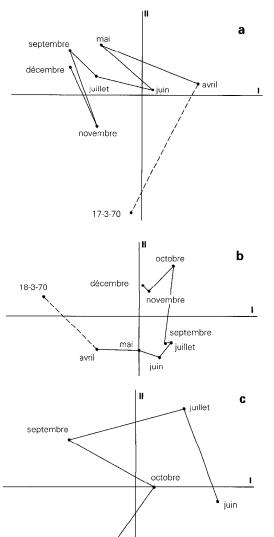
L'évolution des contenus faunistiques est représentée dans le plan (I, II) des analyses de correspondances réalisées à chacune des stations (figures 28a, b, c). Le début de cycle le plus clair concerne la station 35 m où sont groupés les points de saison des pluies et saison froide d'une part, ceux de saison des crues et début de saison chaude d'autre part. Les variations sont beaucoup plus irrégulières à 18 et 70 m.

Comme on dispose de deux séries d'observations sur le peuplement des sables (1966-1967 et 1973), on peut tenter de faire ressortir des espèces types caractérisant certaines saisons. On retiendra ainsi, comme espèces de saison chaude, les amphipodes Ampelisca spinimana et Tiron altifrons, le mysidacé Acanthomysis trophopristes, le caride Processa parva, le pagure Paguristes difficilis, le bivalve Cardita ajar, l'échinide Plagiobrissus jullieni, le brachiopode Lingula parva. Seul le cumacé Cumopsis wafri peut servir à caractériser la saison froide. Les saisons des crues et des pluies apparaissent, au plan de l'écologie des organismes, comme des transitions, aucune espèce n'étant vraiment typique de ces périodes.

#### Discussion

Les observations précédentes montrent que les peuplements benthiques de Côte-d'Ivoire atteignent, en zone littorale (étages infralittoral et circalittoral côtier), leur plus haut niveau de richesse en saison chaude (février, mars, avril). De mai à juillet, avec l'arrivée des pluies et jusqu'au début de la saison froide, les peuplements régressent. À partir d'août, puis en septembre et octobre, il y a de nouveau augmentation du nombre d'espèces, des effectifs et de la biomasse. Une nouvelle chute de ces valeurs a lieu en novembre. À partir de décembre, les peuplements reprennent leur développement. En zone profonde (étage circalittoral du large), la richesse en benthos devient plus élevée en fin de saison froide.

Le cycle des sels nutritifs dans la zone euphotique (HERBLAND et LE LŒUFF, dans cet ouvrage) indique des teneurs élevées de phosphates et nitrates en juillet, août, septembre, lors des upwellings ; ces teneurs restent notables en octobre (crues) et chutent à un très bas niveau en novembre pour remonter ensuite légèrement de décembre à mars (influence des petites remontées d'eau profonde); avril connaît également des eaux très pauvres en sels nutritifs; on retrouve enfin en mai-juin (pluies) des valeurs égales, voire légèrement supérieures à celles de saison chaude.



a.— Évolution des prélèvements à la station 18 m de la radiale de Grand-Bassam dans le plan des axes (I, II) d'une analyse des correspondances. b.— Evolution des prélèvements à la station 35 m de la radiale de Grand-Bassam dans le plan des axes (I, II) d'une analyse des correspondances.

Figure 28

c.— Évolution des prélèvements à la station 70 m de la radiale de Grand-Bassam dans le plan des axes (I, II) d'une analyse des correspondances.

décembre

La biomasse phytoplanctonique suit presque parfaitement le cycle des sels nutritifs avec un pic en saison froide (BINET, 1977, SEVRAIN-REYSSAC dans cet ouvrage); si la variation de la biomasse zooplanctonique (BINET, 1979) présente sensiblement la même évolution, on distingue cependant déjà nettement deux maxima, le plus important en saison froide (août, septembre, octobre), le second en saison chaude (février), où la production est alimentée par de petits upwellings, et deux minima en mai-juin et en novembre; le phénomène est encore plus net si l'on considère seulement le taxon des copépodes avec un maximum secondaire de saison chaude plus important. Le méroplancton a été peu étudié en Côte-d'Ivoire. Un travail de BINET (1976a) sur les larves de décapodes montre cependant qu'elles sont nombreuses en saison chaude, notamment de décembre à février, et en début de saison froide. Des recrutements benthiques ont lieu plutôt en février-mars et novembre-décembre, ce qui contribue à enrichir la faune benthique à ces moments de l'année.

Au total, ces observations sur le cycle biologique de la faune benthique de Côte-d'Ivoire, bien qu'encore très fragmentaires, s'intègrent aux connaissances déjà acquises sur la vie marine dans cette zone néritique tropicale. Elles restent malheureusement les seules de ce genre, ou presque, dans le golfe de Guinée. On citera cependant DOMAIN (1980) qui a montré, dans une étude sur la biomasse benthique du plateau continental du Sénégal, que cette biomasse est, en moyenne, deux fois et demie supérieure en saison chaude qu'en saison froide ; on constate cependant, après examen des données publiées, que, dans la zone profonde du plateau, c'est plutôt en saison froide que les fonds sont les plus riches en benthos ; ces résultats viennent ainsi conforter ceux obtenus en Côte-d'Ivoire.

## Variabilité interannuelle

Les séries de données sur le phyto- et le zooplancton couvrent un nombre d'années suffisant (BINET, 1976b, 1978, 1979) pour bien montrer que les cycles biologiques se succèdent régulièrement au fil des saisons mais qu'il existe aussi une variabilité liée à l'intensité et la durée des phénomènes dont dépendent l'hydroclimat : upwellings et précipitations. Ainsi, BINET (1982) a pu mettre en relation l'appauvrissement en zooplancton des eaux ivoiriennes avec le déficit des pluies constaté de 1970 à 1976. De telles évolutions n'ont pas dû être sans conséquence sur la faune benthique ; mais, faute de données, on ne peut que le supposer.

À titre anecdotique, on a placé sur les figures 28a et 28b la position des prélèvements obtenus en mars 1970 aux stations 18 et 35 m de la radiale de Grand-Bassam. Ces points restent à bonne distance de ceux de 1973, ce qui témoigne d'une certaine dérive des peuplements entre ces deux années. Mais, curieusement, en tenant compte des données de 1970, les cycles apparaissent mieux formés.

# Conclusion

Les communautés benthiques des substrats meubles de Côte-d'Ivoire constituent, au regard des connaissances déjà acquises sur les milieux analogues de la zone tropicale ouest-africaine, un exemple particulièrement simple de séries édapho-climatiques. Leur parenté avec les communautés de l'Atlantique nord-oriental a été soulignée.

Les quelques valeurs de biomasses disponibles ne permettent pas vraiment de comparer la richesse en benthos de la Côte-d'Ivoire à celle d'autres régions du golfe de Guinée et d'Europe.

Les chiffres très ponctuels de biomasse publiés par BUCHANAN (1958) au Ghana, qu'on peut situer autour de 1,5 g/m² de poids sec décalcifié dans les sables infralittoraux, 5 g/m² dans les sables vaseux et vases sableuses du circalittoral côtier, 4 g/m² dans le détritique organogène du circalittoral du large, sont du même ordre que ceux de Côte-d'Ivoire.

LONGHURST (1959), donne des valeurs moyennes pour chacune de ses communautés (*Venus, Amphio-plus*, transition V/A), en Sierra Leone, Guinée, Gambie ; en estimant ces valeurs en terme de poids sec décalcifié, on obtient, dans la communauté à *Venus*, de 1 à 2 g/m² en Guinée-Sierra Leone, 6 à

7 g/m² en Gambie ; dans la communauté à *Amphioplus*, 1,5 à 2 en Sierra Leone-Guinée, 2 à 3 en Gambie ; dans les fonds de transition, 2 à 2,5 en Sierra Leone-Guinée, 12 à 15 g/m² en Gambie ; ce qui tendrait à indiquer une richesse benthique moindre en Sierra Leone-Guinée qu'en Côte-d'Ivoire, plus élevée en Gambie.

Au Sénégal, DOMAIN (1980) estime que ses valeurs de biomasse sont du même ordre de grandeur que celles mesurées en Gambie par LONGHURST.

Enfin, NICHOIS et ROWE (1977) ont mesuré des biomasses benthiques au large du cap Blanc. En prenant en considération que leurs récoltes ont eu lieu en saison froide et que la biomasse est minimale à cette époque, on peut estimer que leurs résultats sont supérieurs, d'un facteur 1,5, à ceux obtenus par DOMAIN au Sénégal.

Les peuplements benthiques étudiés par PLANTE (1967) à Madagascar n'atteignent pas les niveaux de biomasse rencontrés dans le golfe de Guinée, qui sont du même ordre que ceux de Méditerranée (VATOVA, 1967; REYS, 1968; BOURCIER, 1970; GUILLE, 1971; MASSÉ, 1972). Les valeurs citées dans le golfe de Gascogne, en Manche et mer du Nord, sont plus élevées, mais, autant qu'on puisse en juger, dans un rapport n'allant pas au-delà de 2 (HOLME, 1953 ; JONES, 1956 ; BUCHANAN et WARWICK, 1974 ; Hilly, 1976 ; Chassé et al., 1978 ; Retière, 1979 ; Rosenberg et Möller, 1979).

On se refusera enfin à évaluer la production à partir des valeurs de biomasse. On ne peut être sûr d'aucune estimation du rapport P/B ; des chiffres ont été publiés pour quelques rares espèces, mais les calculs intéressent des milieux tout à fait différents. L'absence d'espèces dominantes est également un obstacle à ce genre d'exercice. On obtiendrait, de toute façon, des chiffres de production très ponctuels qu'il serait hasardeux d'étendre à tout un biotope où existe, sans nul doute, une hétérogénéité spatiale non négligeable. Il est donc bien difficile de juger du bien-fondé des quelques résultats publiés (NiCHOLS et ROWE, 1977; LONGHURST, 1983).

## RÉFÉRENCES

- BERRIT (G.R.), 1973.— Recherches hydroclimatiques dans les régions côtières de l'Atlantique tropical oriental. État des connaissances et perspectives. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 3e sér., Écol. Gén., 4: 85-99.
- BINET (D.), 1976a.— Contribution à l'écologie de quelques taxons du zooplancton de Côte-d'Ivoire. III Larves de Décapodes et Lucifer. Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, 7(1): 63-84.
- BINET (D.), 1976b.— Biovolumes et poids secs zooplanctoniques en relation avec le milieu pélagique audessus du plateau ivoirien. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., 14(4): 301-326.
- BINET (D.), 1977.— Grands traits de l'écologie des principaux taxons du zooplancton ivoirien. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., 15(2): 89-109.
- BINET (D.), 1978.— Zooplancton néritique ivoirien. Aperçu écologique. J. Rech. Océanogr., 3(3): 13-19.
- BINET (D.), 1979.— Le zooplancton du plateau continental ivoirien. Essai de synthèse écologique. Oceanol. Acta, 2(4): 397-410.
- BINET (D.), 1982.— Influence des variations climatiques sur la pêcherie des Sardinella aurita ivoiro-ghanéennes : relation sécheresse-surpêche. Oceanol. Acta, 5(4) : 443-452.
- BOURCIER (M.), 1970.— Étude quantitative du macrobenthos de la baie de Cassis (zone sud du cap Canaille). Téthys, 2(3) : 633-638.
- BUCHANAN (J.B.), 1958.— The bottom fauna communities across the continental shelf off Accra, Ghana (Gold Coast). *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 130(1): 1-56.
- BUCHANAN (J.B.) et WARWICK (B.M.), 1974.— An estimate of benthic macrofaunal production in the off-shore mud of the Northumberland coast. J. mar. biol. Ass. U. K., 54(1): 197-222.
- CABIOCH (L.), 1961.— Étude de la répartition des peuplements benthiques au large de Roscoff. Cah. Biol. mar., 2(1): 1-40.
- CABIOCH (L.), 1968.— Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. Cah. Biol. mar., 9(5): 493-720.
- CHARDY (P.) et GLÉMAREC (M.), 1974.— Contribution au problème de l'étagement des communautés benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. C. R. Acad. Sci. Paris, 278, sér. D : 313-316.
- CHARLES DOMINIQUE (E.) et HEM (S.), 1981.— Biologie et pêche des crabes du genre *Callinectes* Stimpson, 1860 (Décapodes, Portunidae) en lagune Ébrié (Côte-d'Ivoire). Résultats préliminaires. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 12(1): 95-121.
- CHASSE (C.), GLÉMAREC (M.), GUILLOU (J.), HILY (C.), 1978.— Répartition des biomasses de la macrofaune endogée des sédiments meubles du golfe de Gascogne (nord et centre). J. Rech. Océanogr., 4(2): 3-9
- COLLIGNON (J.), 1957.— Préliminaires à une étude écologique de la baie de Pointe-Noire. Répartition de quelques échinodermes caractéristiques. Bull. Inst. Études Centraf., 13-14: 29-37.
- COLLIGNON (J.), 1960.— Observations faunistiques et écologiques sur les mollusques testacés de la baie de Pointe-Noire (Moyen Congo). *Bull. IFAN*, sér. A, 22(2): 411-464.
- DE MIRO ORELL (M.), 1973.— Sedimentos recientes del margen continental de Mauritania (expedicion Sahara II). Supl. *Invest. Pesq.*, Res. Exp. Cient. B/O Cornide, 2:1-12.
- DOMAIN (F.), 1980.— Contribution à la connaissance de l'écologie des poissons démersaux du plateau continental sénégalo-mauritanien. Les ressources démersales dans le contexte général du golfe de Guinée. Thèse Doct. État, Univ. Paris-VI, 342 p..
- DUFOUR (P.), 1984.— Production primaire d'une lagune tropicale (Ébrié, Côte-d'Ivoire). Facteurs naturels et anthropiques. Thèse Doct. État, Univ. Paris-VI, 164 p.



- ESTABLIER (R.), BLASCO (J.), GOMEZ (A.), ESCOLAR (D.), 1984.— Materia organica en los sedimentos de la bahia de Cadiz y su zonas de marismas y salinas. *Invest. Pesq.*, 48(2): 285-301.
- GARCIA (S.), 1977.— Biologie et dynamique des populations de crevettes roses (*Penaeus duorarum notialis Perèz Farfante*, 1967) en Côte-d'Ivoire. Paris, *Trav. Doc. ORSTOM*, 79, 271 p.
- GLÉMAREC (M.), 1964.— Biologie benthique de la partie orientale du golfe du Morbihan. Cah. Biol. mar., 4(1): 33-96.
- GLÉMAREC (M.), 1969.— Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. Thèse Doct. État, Univ. Paris-VI, 167 p.
- GLÉMAREC (M.), 1973.— The benthic communities of the european north atlantic continental shelf. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 11: 263-289.
- GUILLE (A.), 1970.— Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II Les communautés de la macrofaune. Vie Milieu, 21(1B): 149-280.
- GUILLE (A.), 1971.— Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. IV Densités, biomasses et variations saisonnières de la macrofaune. Vie Milieu, 22(1B): 93-157.
- HERBLAND (A.) et LE LŒUFF (P.), 1993.— Les sels nutritifs au large de la Côte-d'Ivoire. *In*: Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire. I Le milieu marin. Paris, ORSTOM: 123-148.
- HILY (C.), 1976.— Écologie benthique des pertuis charentais. Thèse Doct. 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Bretagne occidentale, Brest, 236 p.
- HOLME (N.A.), 1953.— The biomass of the bottom fauna in the English Channel off Plymouth. J. mar. biol. Ass. U. K., 32(1): 1-48.
- INTÈS (A.), 1980.— Les annélides polychètes du golfe de Guinée central. Systématique, écologie, zoogéographie. Thèse Doct. État, Univ. Bretagne occidentale, Brest, 264 p.
- INTÈS (A.) et LE LŒUFF (P.), 1984.— Les annélides polychètes de Côte-d'Ivoire. III- Relation faune-conditions climatiques. Unités régionales faunistico-climatiques dans le golfe de Guinée. *Océanogr. trop.*, 19(1): 3-24.
- INTÈS (A.) et LE LŒUFF (P.), 1986a.— Les annélides polychètes de Côte-d'Ivoire. IV- Relations faune-sédiments. Océanogr. trop., 21(1): 53-88.
- INTÈS (A.) et LE LŒUFF (P.), 1986b.— Les annélides polychètes de Côte-d'Ivoire. V- Mise en évidence et description des peuplements. Océanogr. trop., 21(2): 117-142.
- JONES (N.S.), 1956.— The fauna and biomass of a muddy sand deposit off Port Erin, Isle of Man. J. Anim. Ecol., 25: 217-252.
- LE LŒUFF (P.) et BINET (D.), 1975.— Quelques observations sur la présence des cumacés dans le zooplancton des eaux néritiques de Côte-d'Ivoire. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 6(2) : 153-163.
- LE LŒUFF (P.) et INTÈS (A.), 1968.— La faune benthique du plateau continental de Côte-d'Ivoire. Récoltes au chalut : abondance, dominance, répartition, variations saisonnières. *Doc. Scient. Prov. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 25 : 1-110.
- LE LŒUFF (P.) et INTÊS (A.), 1969.— Premières observations sur la faune benthique du plateau continental de Côte-d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 7(4): 61-66.
- LE LŒUFF (P.) et INTÈS (A.), 1979.— Principes d'une méthode d'étude simple des peuplements benthiques : l'analyse par les valeurs centrales. Première application à la faune des polychètes du plateau continental de Côte-d'Ivoire. Comm. Colloque UOF, Nantes, février 1979, 2 p.
- LE LŒUFF (P.), INTÈS (A.), MARCHE-MARCHAD (I.), 1971.— Les Xenophora (Gastropoda Prosobranchiata) de l'Afrique de l'Ouest. Remarques systématiques et écologiques. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., 9(4): 501-512.

- LHOMME (F.) ET VENDEVILLE (Ph.), 1990.— La crevette rose, *Penaeus notialis* (Perèz Farfante, 1967) en Côte-d'Ivoire. *In*: Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire. I- Le milieu marin. Paris, ORS-TOM: 489-520.
- Lie (U.), 1978.— The quantitative distribution of benthic macrofauna in Fanafjorden, Western Norway. Sarsia, 63(4): 305-316.
- LONGHURST (A.R.), 1958.— An ecological survey of the west african marine benthos. Col. Office Fish. Publs, 11:1-101.
- LONGHURST (A.R.), 1959.— Benthos densities off tropical west Africa. J. Cons. Intern. Explor. Mer, 25(1): 21-28.
- LONGHURST (A.R.), 1983.— Benthic-pelagic coupling and export of organic carbon from a tropical atlantic continental shelf, Sierra Leone. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 17: 261-285.
- MARTIN (L.), 1977.— Morphologie, sédimentologie et paléogéographie du quaternaire récent du plateau continental ivoirien. Paris, *Trav. Doc. ORSTOM*, 61, 265 p.
- MASSÉ (H.), 1963.— Quelques données sur l'économie alimentaire d'une biocoenose infralittorale. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 31(47): 153-166.
- MASSÉ (H.), 1972.— Contribution à l'étude de la macrofaune des peuplements des sables fins infralitoraux des côtes de Provence. VII Discussion, comparaison et interprétation des données quantitatives. *Téthys* 4(2): 397-422.
- MORLIÈRE (A.), 1970.— Les saisons marines devant Abidjan. Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, 2(3): 1-30.
- NICHOLS (F.H.), 1970.— Benthic polychaetes assemblages and their relationship to the sediment in Port Madison, Washington. Mar. Biol., 6(1): 48-57.
- NICHOLS (J.) et ROWE (G. T.), 1977.— Infaunal macrobenthos off cap Blanc, Spanish Sahara. J. Mar. Res., 35(3): 525-536.
- Pérès (J.M.), 1967a.— The mediterranean benthos. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 5: 449-534.
- PÉRÈS (J.M.), 1967b.— Les biocoenoses benthiques dans le système phytal. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 42(58): 3-114.
- PICARD (J.), 1965.— Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 36(52): 1-160.
- PICAUT (J.) et VERSTRAETE (J.M.), 1979.— Propagation of a 14.7 day wave along the northern coast of the Guinean gulf. J. Phys. Oceanogr., 9(1): 136-149.
- PLANTE (R.), 1967.— Étude préliminaire du benthos dans la région de Nosy Bé : note préliminaire. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., 5(2) : 95-108.
- PLANTE (R.) et LE LŒUFF (P.), 1983.— Le benthos marin et les stratégies d'échantillonnage. In : Frontier (S.) éd., Stratégies d'échantillonnage en écologie, Masson, Paris. Les Presses de l'Université Laval, Québec : 325-340.
- RETIÈRE (C.), 1979.— Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normano-breton. Thèse Doct. État, Univ. Rennes, 318 p.
- REYS (J.P.), 1968.— Quelques données quantitatives sur les biocoenoses benthiques du golfe de Marseille. Rapp. Comm. intern. Mer Méditer., 19(2): 121-123.
- REYSS (D.), 1971.— Les canyons sous-marins de la mer catalane : le rech du Cap et le rech Lacaze-Duthiers. III - Les peuplements de la macrofaune benthique. Vie Milieu, 22(3B) : 529-613.
- REYSS (D.), 1972.— Les canyons sous-marins de la mer catalane : le rech du Cap et le rech Lacaze-Duthiers. IV - Étude synécologique des peuplements de la macrofaune benthique. Vie Milieu, 23(1B) : 101-142.
- ROSENBERG (R.) et MÖLLER (P.), 1979.— Salinity stratified benthic macrofaunal communities and long-term monitoring along the west coast of Sweden. J. exp. mar. Biol. Ecol., 37(1): 175-223.

- SEVRIN-REYSSAC (J.), 1993.— Phytoplancton et production primaire dans les eaux marines ivoiriennes. *In* : Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire. I- Le milieu marin. Paris, ORSTOM : 151-165.
- TASTET (J. P.), MARTIN (L.), AKA (K.), 1993.— Géologie et environnements sédimentaires de la marge continentale de Côte-d'Ivoire. In : Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire. I- Le milieu marin. Paris, ORSTOM : 23-61.
- VATOVA (A.), 1967.— La fauna bentonica della costa occidentale dell'alto Adriatico. *Arch. Oceanogr. Limnol.*, suppl. 15: 159-167.

# Annexe

#### ASSEMBLAGE DES ESPÈCES SABULICOLES DE L'INFRALITTORAL (53 espèces)

Lovenella corrugata Epizoanthus senegambiensis

Cavernularia elegans Sigalion opalinum Thalenessa vazensis Thalenessa dendrolepis Nephtys cirrosa

Goniadides abidjanensis Lumbriconereis mucronata

Ninoe africana Spiophanes bombyx Armandia intermedia Ampelisca heterodactyla

Urothoe grimaldii Urothoe leone

Mandibulophoxus stimpsoni Atylus swammerdami Ericthonius brasiliensis Siphonocoetes sabatieri
Gastrosaccus sanctus
Pontophilus wolffi
Paguristes difficilis
Anapagurus curvidactylus
Matuta michaelseni
Portunus inaequalis
Achaeus monodi
Eulima spC
Natica simplex
Nassarius argenteus

Cyllene lyrata
Oliva acuminata
Clavatula milleti
Terebra senegalensis
Terebra reticulare
Terebra knockeri

Hastula lepida Actaeon senegalensis

Dentalium intesi Cadulus leloeuffi Arca subglobosa Pecten exoticus Cardita ajar

Cardium ringens
Tivela bicolor
Donax oweni
Aloidis sulcata
Amphiura ungulata
Amphioplus sp.
Amphioplus cincta
Astropecten michaelseni

Echinocyanus pusillus Plagiobrissus jullieni Branchiostoma takoradii

## ASSEMBLAGE DES ESPÈCES SABULICOLES DU CIRCALITTORAL CÔTIER (52 espèces)

Sthenelais zonata Glycera tesselata Dispio africana

Magelona papillicornis Ophelia kirkegaardi Galathowenia africana

Sosane sulcata

Aspidosiphon venabulum Heterocuma africana

Heterocuma atrico Eocuma ferox Eocuma cadenati Iphinoe brevipes Iphinoe crassipes Apanthura spB Eurydice sp. Cirolana spB Tmetonyx bruuni Ampelisca incerta Urothoe marina

Tiron altifrons

Perioculodes longimanus Tiron intermedia

Megaluropus sp. Alima hieroglyphica Metapenaeopsis miersi Processa parva Paguridium minimum

Spiropagurus elegans Albunea carabus Calappa rubroguttata

Xaiva mcleayi Heterocrypta maltzani

Nymphon sp.

Xenophora senegalensis Polynices lacteus Nassarius heynemanni

Oliva flammulata Mitra hamillei Turris laevisulcata Cythara angolensis Conus genuanus Obeliscus suturalis

Cylichna sp.
Philine aperta
Fustiaria rubescens
Nucula crassicosta

Nucula crassicosto Nucula turgida Cardita regularis Tellina donacina Ophiura grubei Luidia atlantidea

Lingula parva

#### ASSEMBLAGE DES ESPÈCES DES SABLES VASEUX DE L'INFRALITTORAL (45 espèces)

Laomedea gracilis Euphione sp. Grubeulepis sp.

Eurythoe parvecarunculata

Onuphis eremita Petaloproctus terricola Amphicteis pennata Phascolion hupferi Aspidosiphon albus Ochetostoma glaucum Listriella picta Manningia posteli Ogyrides rarispina

Lucifer faxoni Laurentiella heterocheir Callichirus foresti Paguristes virilis Paguristes hispidus Diogenes pugilator Phyllodorippe armata Phylira laevidorsalis Parahexapus africanus Nassarius obliquus Nassarius tritoniformis Drillia pyramidata Clavatula lineata Clavatula coerulea

Clavatula smithi Philine scabra Fustiaria maltzani Nucula crassidens Nuculana tuberculata Cardita lacunosa Diplodonta rotundata Mactra nitida Abra pilsbryi Macoma cumana Tellina compressa Aloidis dautzenbergi Amphipholis bananensis Rhopalodina gracilis

#### ASSEMBLAGE DES ESPÈCES DES SABLES VASEUX DU CIRCALITTORAL CÔTIER (118 espèces)

Julienella foetida

Palaemon hastatus

Metalcyonium violaceum

Panthalis oerstedi Pholoe minuta Sthenelais boa Chloeia viridis

Eteone siphonodonta Phyllodoce madeirensis Phyllodoce lineata

Phyllodoce capensis Nephtys hombergi Glycera convoluta Glycera gigantea

Goniada multidentata

Glycinde nordmanni Diopatra neapolitana Onuphis conchylega Lumbriconereis impatiens

Lumbriconereis heteropoda Arabella iricolor

Prionospio ehlersi Magelona cornuta Tharyx multibranchis Chaetozone setosa Cirratulus cirratus

Cirratulus filiformis Cirriformia afer Aricia foetida Aricidea fragilis Paraonis gracilis Clymene palermitana Clymene capensis Owenia fusiformis

Brada villosa Piromis arenosus Pherusa swakopiana Pherusa tropica

Pherusa scutigeroides Lygdamis indicus Isolda whydahensis

Phyllamphicteis collaribranchis

Lysippe vanelli

Pterolysippe bipennata Terebellides stroemi Amaeana accraensis

Pista grubei Lanice conchylega Jasmineira elegans Sipunculus phalloides Phascolion strombi Phascolion spB Phascolion spC Asposiphon mulleri Cycloleberis squamiger

Asteropteron setiferum Iphinoe tenella Haliophasma spC Haliophasma spE Hippomedon robustus Socarnopsis crenulata Ampelisca latifrons Ampelisca spinimana Ampelisca brevicornis

Harpinia sp. Maera othonis

Acanthosquilla septemspinosa

Meiosquilla africana Processa borboronica Automate evermanni Upogebia contigua Porcellana longicornis Galathea intermedia Paguristes mauritanicus Diogenes ovatus Pagurus alatus

Anapagurus laevis Raninoides bouvieri Ebalia affinis

llia spinosa

Typhlocarcinodes integrifrons

Pisa carinimana Turritella annulata Eulima angulosa

Eulima spB Natica fanel Natica flammulata Trophon fusulus

Phos grateloupianus Nassarius goreensis Nassarius elatus

Nassarius sesarma Cancellaria cancellata Drillia rosacea

Drillia balista Clavatula diadema Clavatula gabonensis Clavatula strebeli Turris undatiruga Turris torta Cythara adansoni

Asthenotoma spiralis Genota mitraeformis Ringicula conformis Pleurobranchaea gela Nuculana gruveli Modiolus stultorum Diplodonta globosa Phacoides lamothei Phacoides revri Potidoma sp. Pitaria tumens Tellina rubicincta Cultellus tenuis

Amphioplus aciculatus Amphipholis nudipora Ophiothrix congensis Ophiopsila guineensis Rhopalodina lageniformis





## Assemblage des espèces des vases sableuses et vases du circalittoral côtier et DU CIRCALITTORAL DU LARGE (92 espèces)

Schizammina labyrinthica Schizammina arborescens

Schizammina sp. Cariophyllia smithi Virgularia mirabilis Virgularia tuberculata Lepidasthenia maculata Eupanthalis kinbergi Panthalis bicolor

Ehlersileanira incisa Eurythoe rullieri Loandalia maculata Pilargis modesta Gymnonereis fauveli

Nereis lamellosa

Nephtys lyrochaeta Glycera unicornis Goniada congoensis Marphysa kinbergi Epidiopatra hupferiana Onuphis amoureuxi Drilonereis filum Aonides oxycephala Spio multioculata

Prionospio pinnata Tharyx marioni Heterospio longissima

Disoma orissae

Poecilochaetus modestus Phyllochaetopterus major Phyllochaetopterus socialis Aricia cuvieri Scoloplos armiger Scoloplos chevalieri Scoloplos madagascariensis

Aricidea assimilis Cossura coasta Clymene gracilis

Clymene wolffi Maldane decorata Maldane glebifex Asychis atlantideus Sternaspis scutata Pycnoderma congoense Amage adspersa Loimia medusa

Thysanocardia catharinae Onchnesoma steenstrupi Golfingia muricaudata Aspidosiphon hartmeyeri

Sipunculus nudus

Eocuma cochlear Diastylis ambigua Apseudes acutifrons Ampelisca diadema Maera hirondellei Eriopisa epistomata Solenocera africana

Alpheus talismani Alpheus floridanus Alpheus macrocheles Athanas amazone

Pontophilus bidens Callianassa diaphora Upogebia crosnieri Machaerus oxyacantha Hexapinus buchanani Asthenognathus atlanticus

Chaetoderma abidianense

Natica bouvieri Sigaretus bifasciatus Nassarius turbineus Marginella cincta Clavatula lelieuri Cythara atlantidea Cadulus nicklesi Nuculana fragilis Arca lactea Beguina trapezia Lepton sp. Pitaria belcheri Abra lecointrei Antedon dubenii Amphiura chiajei Amphioplus congensis

Ophiophragmus acutispina Ophiactis lymani Ophiothrix fragilis Ophiothrix nociva Schizaster edwardsi

Amphioplus aurensis

Hippoporidra senegambiensis

## ASSEMBLAGE DES ESPÈCES DES FONDS DÉTRITIQUES ORGANOGÈNES ENVASÉS (53 espèces)

Schizammina furcata Pennatula rubra Harmothoe antilopis Leanira vhleni Chloeia venusta

Paralacydonia paradoxa

Nephtys inermis Glycera lapidum Eunice vittata

Nematonereis unicornis Hyalinoecia fauveli Onuphis quadricuspis Lumbriconereis latreillei

Lumbriconereis coccinea Laonice cirrata Magelona cincta Tharyx dorsobranchialis Scalibregma inflatum

Notomastus latericeus Dasybranchus caducus Clymene lumbricoides Clymene affinis Maldane sarsi

Melinna palmata Isolda pulchella Amphicteis gunneri Ampharete kerguelensis

Pista cristata Echiurus sp.

Thalassema diaphanes

Thalassema sp. Apanthura spA Haliophasma spA Haliophasma spD Cirolana spA Ampelisca sarsi

Eurysquilla leloeuffi Lophogaster typicus Processa elegantula Callianassa marchali Upogebia talismani Upogebia deltaura Pagurus m'bizi Calappa peli Ebalia sp.

Pseudomyra m'bizi Monodaeus rouxi Polynices fusca Turris sp. Philine sp. Macoma bruuni Aloidis gibba Amphiura filiformis

#### ASSEMBLAGE DES ESPÈCES PROFONDES DE LA MARGE EXTERNE (21 espèces)

Thenea muricata
Eunoe nodosa
Lepidasthenia brunnea
Paramphinome trionyx
Ceratonereis costae
Glycera rouxi
Rhamphobrachium agassizi

Onuphis bihanica
Ninoe saeva
Ophelina acuminata
Petaloproctus crosnieri
Auchenoplax crinita
Thelepus setosus
Golfingia margaritacea

Ampelisca aequicornis Chlorotocus crassicornis Pontophilus prionolepis Monodaeus rectifrons Fustiaria subtorquata Nucula sulcata Cuspidaria abbreviata