

Les annélides polychètes de Côte d'Ivoire

V. Mise en évidence et description des peuplements

André INTÈS (1) et Pierre LE LœUFF (2)

RÉSUMÉ

Deux types d'analyse ont été choisis pour le traitement des données sur les annélides polychètes de Côte d'Ivoire, l'Analyse de Gradient et l'Analyse des Correspondances. Elles aboutissent l'une et l'autre à proposer des assemblages (3) d'espèces et des peuplements (4).

Ces résultats apparaissent, sinon cohérents entre eux, du moins complémentaires. Les ordinations des espèces et des prélèvements, issus de l'Analyse de Gradient, aident considérablement l'interprétation des structures mises en évidence par l'Analyse des Correspondances, celle dernière confirmant l'importance des facteurs retenus a priori pour classer espèces et prélèvements dans l'Analyse de Gradient : la température moyenne annuelle sur le fond (facteur climatique), la teneur en éléments fins, les taux de carbonate et carbone organique dans le sédiment (facteurs édaphiques).

Une synthèse de l'ensemble des traitements conduit à distinguer sept peuplements :

1. Le peuplement des sables très fins à moyens bien classés.
2. Le peuplement des sables vaseux de l'infra-littoral.
3. Le peuplement des sédiments envasés du circo-littoral côtier.
4. Le peuplement des vases sableuses et vases du circo-littoral du large.
5. Le peuplement des sables vaseux du circo-littoral du large.
6. Le peuplement des vases sableuses et vases du bathylittoral.
7. Le peuplement de la marge externe.

Les biotopes correspondants sont décrits et un certain nombre de caractères des peuplements (espèces caractéristiques, richesse en espèces et en effectifs, diversité, régularité) sont analysés. On en conclut que le peuplement 4 pourrait ne pas constituer une véritable unité cénotique mais former un faciès (à *Phyllochaetopterus socialis*) du peuplement 3, sur sédiments plus envasés et plus profonds.

Ces structures écologiques ainsi définies, on tente de les rapprocher des différentes communautés benthiques déjà décrites dans le golfe de Guinée.

MOTS-CLÉS : Benthos — Polychètes — Écologie — Golfe de Guinée — Peuplements.

(1) Centre ORSTOM, B.P. 529, Papeete, Tahiti, Polynésie française.

(2) Antenne ORSTOM, Centre IFREMER, B.P. 1049, 44037 Nantes Cedex 01, France.

(3) Dans ce texte un assemblage (ou groupement) d'espèces désigne un ensemble mis en évidence par une analyse, ces espèces étant proches les unes des autres parce qu'elles fréquentent un certain type de fonds définis par des caractères physiques donnés (Analyse de Gradient), ou qu'elles se situent dans des prélèvements de profil faunistique analogue (Analyse des Correspondances).

(4) L'étude ne porte que sur une partie de la faune benthique, le taxon des annélides polychètes ; même si ce taxon représente une large fraction de l'ensemble, en nombre d'espèces comme en effectifs, on ne peut considérer qu'avec prudence les structures écologiques mises en évidence ; d'où la terminologie volontairement peu précise de peuplement ; on parlera également de taxocénose, en donnant à ce terme le même sens qu'à peuplement.

ABSTRACT

POLYCHAETA OF IVORY COAST. V. TAXOCOENOSSES, CHARACTERIZATION AND DESCRIPTION

Two models of data processing have been chosen in this study on polychaeta annelid fauna of Ivory Coast: a Gradient Analysis and a Correspondence Analysis. The results, species assemblages and sample groupings, appeared to complement one another. Ordination of species samples from Gradient Analysis is of great help in the explanation of ecological structures which appeared in Correspondence Analysis results. On the other hand, Correspondence Analysis confirms the importance of the environmental factors selected to carry on the ordination of species and samples in Gradient Analysis: yearly mean temperature on the bottom (climatic factor), silt and clay content, carbonate and organic carbon rates in the deposits (edaphic factors).

A synthesis of the different processings leads to discern seven taxocoenoses associated with:

1. Well-sorted sands, from very fine to median size sands.
2. Muddy sands (infralittoral étage).
3. Muddy deposits (coastal étage).
4. Sandy muds and muds (étage of the open sea).
5. Muddy sands (étage of the open sea).
6. Sandy muds and muds (bathylittoral).
7. The continental edge.

The environmental features (description and delimitation of the biotopes) and the faunistic characters (exclusive, elective and preferent species; species and specimens numbers, diversity, evenness) are then discussed.

As a main result of this discussion, it is suggested that taxocoenose n° 4 is not a real coenotic unit but a muddy and deep facies of n° 3 (with *Phyllochaetopterus socialis* as dominant species).

In conclusion, these ecological structures, based on annelid polychaeta fauna, are compared with the different benthic communities previously described in the gulf of Guinea.

KEY WORDS : Benthos — Polychaeta — Ecology — Gulf of Guinea — Communities.

1. INTRODUCTION

Les précédentes études sur les annélides polychètes de Côte d'Ivoire ont porté successivement sur l'inventaire et la systématique des espèces, les relations avec l'hydroclimat et la nature des fonds (INTÈS et LE LŒUFF, 1975, 1977, 1984, 1986). Cette dernière partie tente de mettre en évidence l'organisation des peuplements sur le plateau continental.

Les données seront interprétées sur la base des résultats obtenus par l'application d'une Analyse de Gradient (WHITTAKER, 1957 et 1967; LE LŒUFF et INTÈS, 1979; INTÈS, 1980; PLANTE et LE LŒUFF in FRONTIER, 1983) et d'une analyse multivariée, ici celle des Correspondances (BINET, 1978; GUILLE et PONGE, 1975; CHARDY *et al.*, 1976). Ces deux méthodes se sont avérées complémentaires, bien que fondées sur des concepts logiques différents.

Dans une Analyse de Gradient on détermine *a priori* les facteurs du milieu considérés comme les plus importants pour expliquer la répartition des organismes; l'ordination des espèces et des prélève-

ments est réalisée en calculant leurs valeurs centrales (species scores) et faunistiques (sample scores) sur l'échelle de ces facteurs; les valeurs centrales sont les barycentres des espèces dans l'espace des paramètres du milieu (mesurés aux stations de prélèvement) et les valeurs faunistiques sont les barycentres des prélèvements dans l'espace des valeurs centrales des espèces.

Dans une Analyse des Correspondances, comme dans toute analyse d'inertie, espèces et prélèvements sont représentés dans un hyperespace, ici en utilisant la distance du χ^2 généralisé, calculée entre les profils des espèces (ou des prélèvements), profils établis à partir des tableaux de données (effectifs, biomasses...). Pour rendre possible l'interprétation des structures, il est nécessaire de se placer dans un sous-espace défini par un système d'axes orthogonaux qui ajuste au mieux le nuage de points. On tente généralement d'attacher une signification physique aux premiers axes qui extraient la plus grande partie de la variance totale, d'où le qualificatif d'axes factoriels. Dans le meilleur des cas, on parvient ainsi à travailler dans l'espace de

facteurs qui, cette fois, ne sont pas choisis dès le départ, mais imposés par les résultats de l'analyse.

L'Analyse de Gradient n'utilise que des algorithmes simples et son accès est donc facile. Les contraintes ne sont cependant pas négligeables; il faut d'abord être en possession de données physiques sur le milieu et ensuite avoir pris soin d'échantillonner à intervalles réguliers sur l'échelle des facteurs. Au contraire, l'Analyse des Correspondances ne nécessite au départ que les matrices relevées espèces et est sensiblement plus robuste vis-à-vis de l'échantillonnage.

2. LES ASSEMBLAGES D'ESPÈCES

2.1. Analyse de Gradient

Les valeurs centrales ont été calculées pour toutes les espèces sauf les plus rares, présentes moins de trois fois dans les récoltes; soit, au total, 133 annélides (tabl. I).

Les facteurs considérés sont la température (moyenne annuelle au niveau du fond, directement liée à la profondeur, INTÈS et LE LÆUFF, 1984) ainsi que plusieurs paramètres caractérisant le sédiment: teneur en éléments fins (lutites, $<50 \mu$), taux de carbonate, de carbone organique.

Un précédent travail (INTÈS et LE LÆUFF, 1986) a déjà tenté de caractériser des groupes d'espèces selon leurs affinités édaphiques par rapport aux facteurs jugés significatifs cités plus haut. La teneur en azote n'a pas été prise en compte, l'ordination des espèces étant trop analogue à celle obtenue sur le facteur carbone.

En suivant la même démarche, par l'application de la méthode de partition par les Nuées Dynamiques (DIDAY, 1971) dans un espace à quatre dimensions (température, lutites, carbonate, carbone), complétée par une représentation hiérarchisée (ROUX *in* BENZECRI, 1973), on aboutit à une première proposition de groupement des polychètes (fig. 1). L'ordination des espèces dans le plan des facteurs pris deux à deux aide notablement à la compréhension des structures ainsi mises en évidence. On se reportera donc aux figures des plans lutites/carbonate et lutites/carbone parus dans INTÈS et LE LÆUFF (1986), le plan lutites/température (fig. 2) venant les compléter. On trouvera dans INTÈS et LE LÆUFF (1984), la correspondance entre la température moyenne annuelle sur le fond, la profondeur, et l'échelle relative 0-100 adoptée par commodité. Sur la figure 2 ont été tracées les limites des étages hydroclimatiques ainsi que les coupures faunistiques observées sur le facteur lutites (INTÈS et LE LÆUFF, 1984 et 1986).

TABLEAU I

Liste des espèces prises en considération avec leur numéro de code. *Species taken into account in the study, with their numerical code*

10 : Eunoe nodosa	109 : Onuphis bihanica
11 : Harrothoe antilopis	110 : Lumbriconereis latreilli
17 : Euhione sp.	111 : Lumbriconereis impatientis
20 : Lepidasthenia brunnea	112 : Lumbriconereis heteropoda
21 : Lepidasthenia maculata	113 : Lumbriconereis coccinea
22 : Grubeulepis sp.	114 : Lumbriconereis mucronata
23 : Eucanthalis kinbergi	118 : Ninoe africana
25 : Panthalis oerstedii	119 : Ninoe saeva
26 : Panthalis bicolor	120 : Arabella tricolor
27 : Pholoe minuta	121 : Drilonereis filum
28 : Sigalion opalinum	123 : Spiophanes bonbyx
30 : Thalenessa vazensis	126 : Aonides oxycephala
31 : Thalenessa dendrolepis	127 : Laonice cirrata
33 : Sthenelais boa	129 : Spio multioculata
34 : Sthenelais zonata	130 : Prionospio ehlersi
35 : Leanira vhlenti	131 : Prionospio pinnata
36 : Ehlersileanira incisa	133 : Dispio africana
38 : Chloelia venusta	134 : Magelona cincta
39 : Chloelia viridis	135 : Magelona papillicornis
41 : Parawahinome trionyx	136 : Magelona cornuta
43 : Eurythoe rullieri	137 : Tharyx marioni
44 : Eurythoe parvecarunculata	138 : Tharyx multibranchis
50 : Eteone siphonodonta	139 : Tharyx dorsobranchialis
53 : Phyllodoce madeirensis	140 : Chaetozone setosa
54 : Phyllodoce lineata	141 : Cirratulus cirratus
55 : Phyllodoce capensis	142 : Cirratulus filiformis
57 : Paralacydonia paradoxa	144 : Cirriformia afer
58 : Loandalia maculata	147 : Heterospio longissima
59 : Pilargis modesta	148 : Disoma orissae
65 : Cyanonereis fauveli	149 : Poecilochaetus modestus
67 : Nereis lamellosa	150 : Phyllochaetopterus major
71 : Ceratonereis costae	151 : Phyllochaetopterus socialis
72 : Nephthys lyrochaeta	152 : Aricia foetida
73 : Nephthys inermis	153 : Aricia cuvieri
74 : Nephthys hombergii	155 : Scoloplos armiger
75 : Nephthys cirrosa	156 : Scoloplos chevallieri
76 : Glycera tessellata	157 : Scoloplos madagascariensis
78 : Glycera lapidum	158 : Aricidea fragilis
79 : Glycera convoluta	159 : Aricidea assimilis
80 : Glycera unicornis	161 : Paraonis gracilis
81 : Glycera rouxii	163 : Ophelia kirdegaardii
82 : Glycera gigantea	164 : Armandia intermedia
83 : Goniada multidentata	165 : Ophelia acuminata
84 : Goniada congoensis	167 : Cossura coasta
87 : Glycinde nordmanni	168 : Scalibregma inflatum
88 : Goniadides abidjanensis	169 : Notonastus latericeus
89 : Eunice vittata	172 : Dasybranchus caducus
93 : Harphysa kinbergi	174 : Petaloproctus crosnieri
95 : Nematonereis unicornis	175 : Petaloproctus terricola
98 : Hyalinocia fauveli	178 : Clymene lumbricoides
99 : Diopatra neapolitana	179 : Clymene palermitana
102 : Epidiopatra hupferiana	182 : Clymene gracilis
103 : Rhamphobranchius agassizi	183 : Clymene capensis
104 : Onuphis conchylega	184 : Clymene affinis
105 : Onuphis quadricuspid	185 : Clymene wolffi
106 : Onuphis eremita	186 : Maldane decorata
108 : Onuphis amoreuxi	187 : Maldane glebifex
188 : Maldane sarsi	211 : Amphicteis pennata
189 : Asychis atlantideus	213 : Ampharete kerguelensis
190 : Sternaspis scutata	215 : Sosane sulcata
191 : Owenia fusiformis	216 : Phyllamphicteis collaribranchis
192 : Galatowenia africana	217 : Lysippe vanelli
194 : Brada villosa	218 : Auchenoplax crinita
195 : Pycnoderma congoense	219 : Amage adspersa
196 : Pirocys arenosus	220 : Pterolysippe bipennata
197 : Pherusa swakopiana	221 : Terebellides stroemi
198 : Pherusa tropica	222 : Amaeana accraensis
199 : Pherusa scutigaroides	224 : Thelepus setosus
202 : Lygdanin indicus	226 : Pista cristata
207 : Melinna palmata	227 : Pista grubei
208 : Isolda pulchella	228 : Loimia medusa
209 : Isolda wydahensis	229 : Lanice conchylega
210 : Amphicteis gunneri	237 : Jasmineira elegans

Le dendrogramme de la figure 1 permet de retenir 6 assemblages d'espèces auxquels il est relativement facile d'associer une signification écologique. On distinguera ainsi des sabulicoles inralittorales (2), des sabulicoles circalittorales (1), des espèces des sables vaseux circalittoraux (3), des espèces des vases très sableuses circalittorales (4), des espèces à affinités vasicoles du circalittoral, du bathylittoral

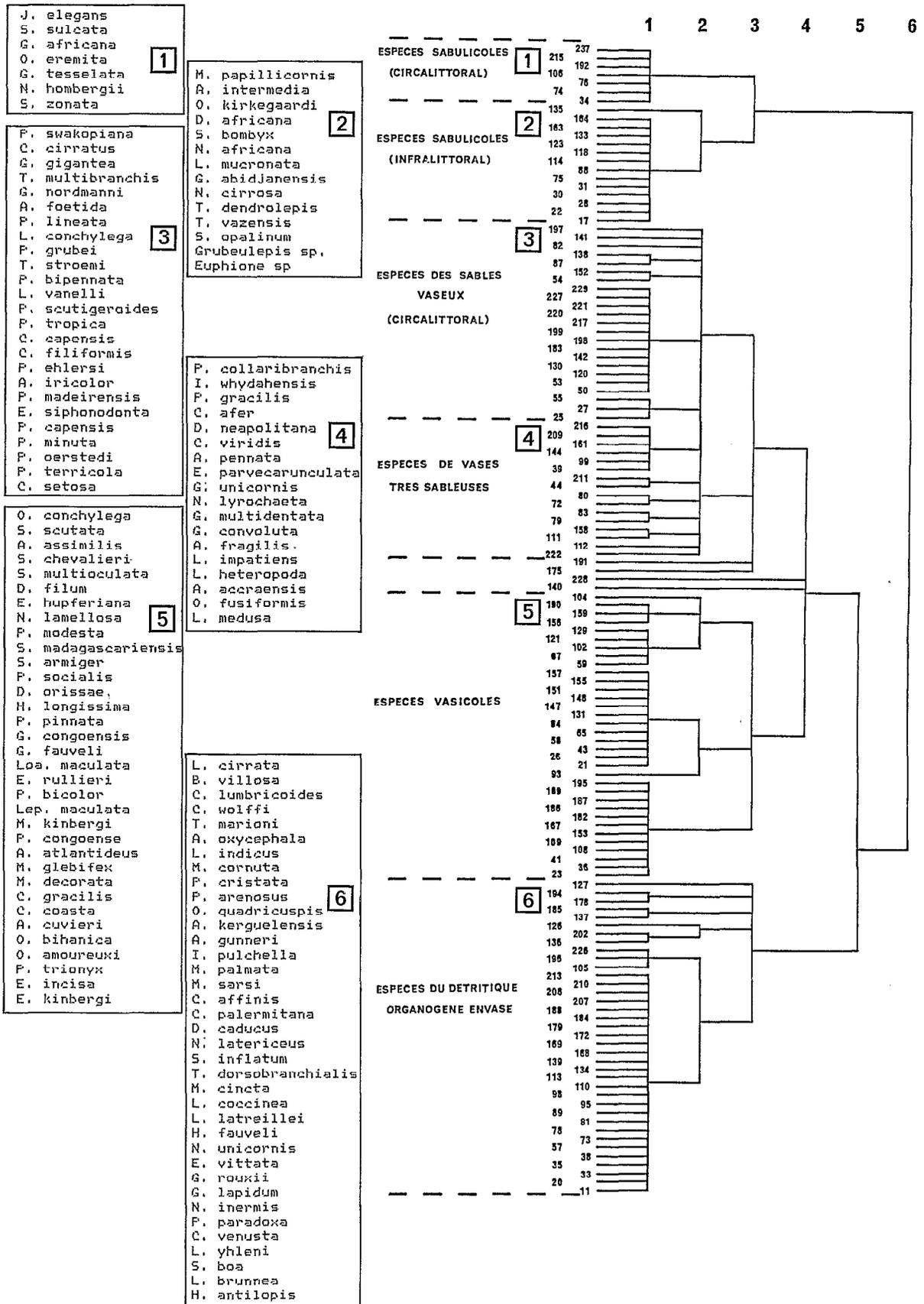


FIG. 1. — Groupement des espèces à partir de leurs valeurs centrales (Analyse de Gradient) dans l'espace température/lutites/carbonate/carbone). *Species assemblages from their scores (Gradient Analysis) in the multidimensional space of temperature, lutites content, carbonate and organic carbone rates*

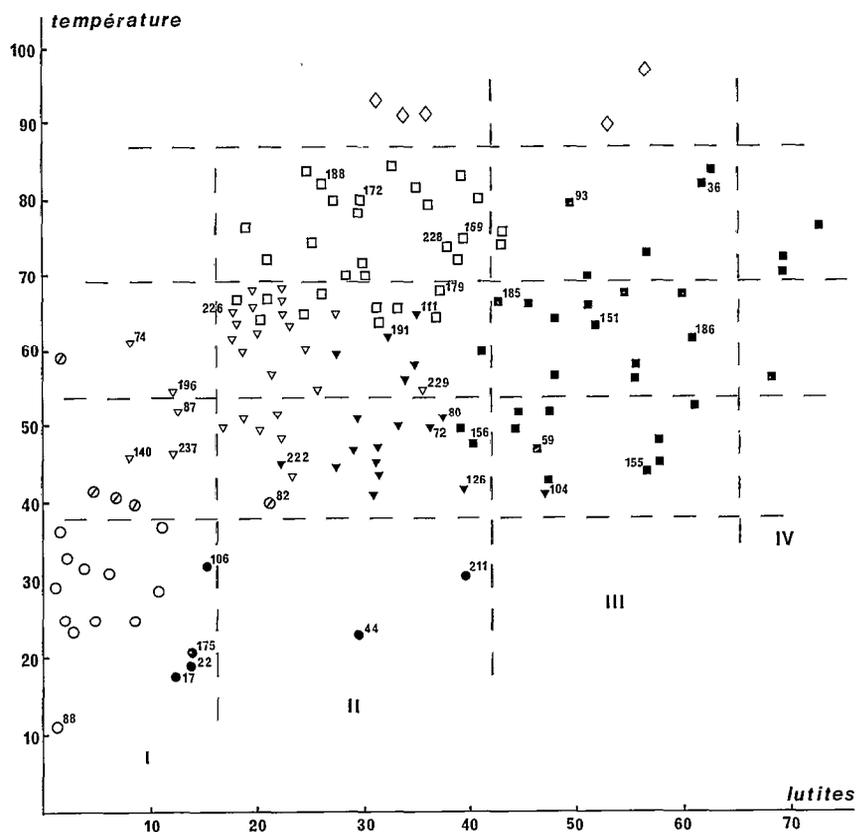


FIG. 2. — Analyse de Gradient. Représentation des espèces par leurs valeurs centrales dans le plan lutites/température. Les espèces sont désignées par des symboles selon l'assemblage dans lequel elles sont rangées lors de la discussion finale. Celles dont il est plus particulièrement question dans le texte figurent aussi par leur numéro de code (valable également pour les figures 3 et 4). *Gradient Analysis. Species ordination; lutites content scores (horizontal axis) and temperature scores (vertical axis). Species are pointed on by symbols according to the assemblage in which they are ranked in the final discussion (also valuable for figures 3 and 4)*

et de la marge externe (5), des espèces des sédiments organogènes du circalittoral du large, du bathylittoral et de la marge externe (6).

Il est remarquable de constater que si le système d'étagement transparait dans ces structures, on ne peut en aucun cas discerner la séparation circalittoral côtier — circalittoral du large. De même, ainsi que dans l'espace édaphique lutites — carbonate — carbone (INTÈS et LE LŒUFF, 1986), l'analyse n'individualise pas les espèces les plus vasicoles (contingent IV), alors qu'elle établit une subdivision parmi les polychètes circalittorales du contingent II; d'où la distinction sables vaseux — vases très sableuses.

Malgré la cohérence d'ensemble des structures obtenues, un certain nombre d'espèces, dont les exigences écologiques sont particulières, sont classées à part dans l'analyse. Il s'agit de *C. setosa* (140), *P. terricola* (175), *O. fusiformis* (191), *L. medusa* (228). Leur cas sera considéré plus loin.

2.2. Analyse des Correspondances

Ce type d'analyse est maintenant devenu classique dans l'étude des écosystèmes benthiques. Une transformation des données en $\log(x+1)$ a été adoptée, qui atténue l'importance des valeurs d'effectifs les plus fortes tout en préservant la signification des variations pour les faibles valeurs. On espère ainsi que les résultats viendront nuancer ceux de l'Analyse de Gradient qui a utilisé tels quels les effectifs.

L'Analyse des Correspondances va également permettre de prendre en compte davantage d'espèces (146) que l'Analyse de Gradient. En effet, la plupart des prélèvements à 200 m n'ont pas été accompagnés de mesures des teneurs en lutites, carbonate et carbone. Plusieurs espèces profondes n'ont donc pas pu être affectées des valeurs centrales attachées à ces facteurs et ne figurent pas dans l'Analyse de Gradient. Il s'agit de *E. nodosa* (10), *C. costae* (71), *R. agassizi* (103), *N. saeva* (119), *P. modestus* (149),

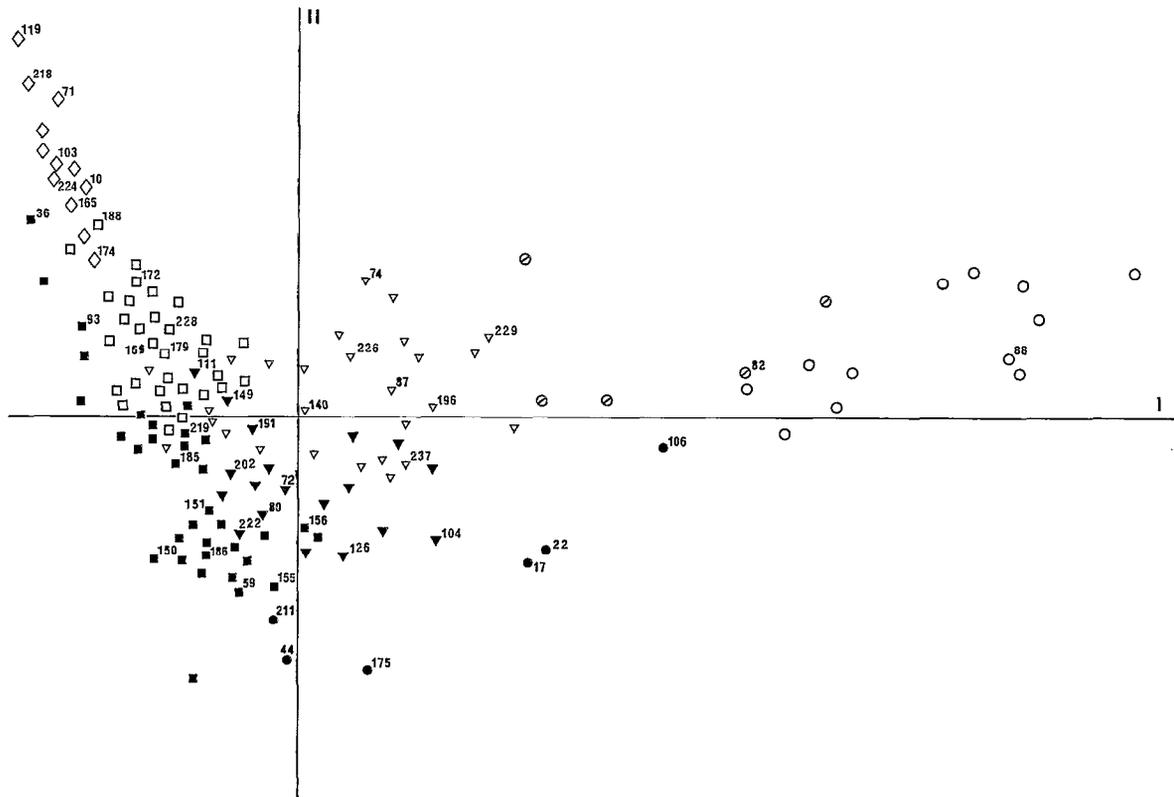


FIG. 3. — Analyse des Correspondances. Représentation des espèces dans le plan des axes I et II. *Correspondence Analysis. Plane (I, II), projection of the species*

P. major (150), *O. acuminata* (165), *P. crosnieri* (174), *A. crinita* (218), *A. adspersa* (219), *T. setosus* (224).

Comme précédemment, une partition par les Nuées Dynamiques (dans l'espace des cinq premiers axes), suivie d'une analyse hiérarchique, complète la chaîne de traitement des données.

Les pourcentages des valeurs propres intéressant les cinq premiers axes sont respectivement 6,9 — 4,9 — 3,6 — 3,3 — 3,2, représentant donc 21,9 % de la variance totale.

Ces valeurs sont faibles; elles s'expliquent par la taille de la matrice de données (146 × 145), et aussi par le nombre élevé, dans les relevés, d'espèces sinon rares, du moins peu communes (73 espèces, soit exactement 50 %, n'ont été rencontrées que de 3 à 10 fois) responsables d'une forte variance intra-groupe qui n'est pas prise en compte par les axes. On aurait pu réduire le nombre d'espèces, mais cette décision n'a pas été prise car certains milieux, comme les sables et les sables vaseux de l'infralittoral, auraient alors été mal décrits, de nombreux organismes caractéristiques de ces biotopes disparaissant des relevés.

Ce résultat, la faible part de variance extraite par les premiers axes, apparaît donc dépendre de l'organisation des peuplements, de la distribution des annélides sur le fond. Peut-on le mettre en relation avec le caractère tropical de la faune étudiée? La réponse n'est pas évidente car les termes de comparaison manquent. De nombreuses études, en milieu tempéré, se sont appuyées sur des analyses multivariées, notamment les Composantes Principales; en revanche, on trouve beaucoup moins de Correspondances, appliquées dans des conditions analogues à celles-ci. Un exemple, au premier abord comparable, figure dans le travail de GUILLE et PONGE (1975), sur le macrobenthos de la région de Banyuls; l'analyse porte sur 140 stations et 153 espèces retenues d'après un certain nombre de critères, dans la mesure où les communautés ont déjà été décrites dans une précédente étude; on choisit ainsi les plus communes (occurrence > 10), les caractéristiques, les préférantes et accompagnatrices constantes d'un peuplement; l'axe 1 extraie 12 % de la variance contre 6,9 % ici. Quelle conclusion tirer de cette différence au plan de la structure des peuplements? Si la taille des matrices est

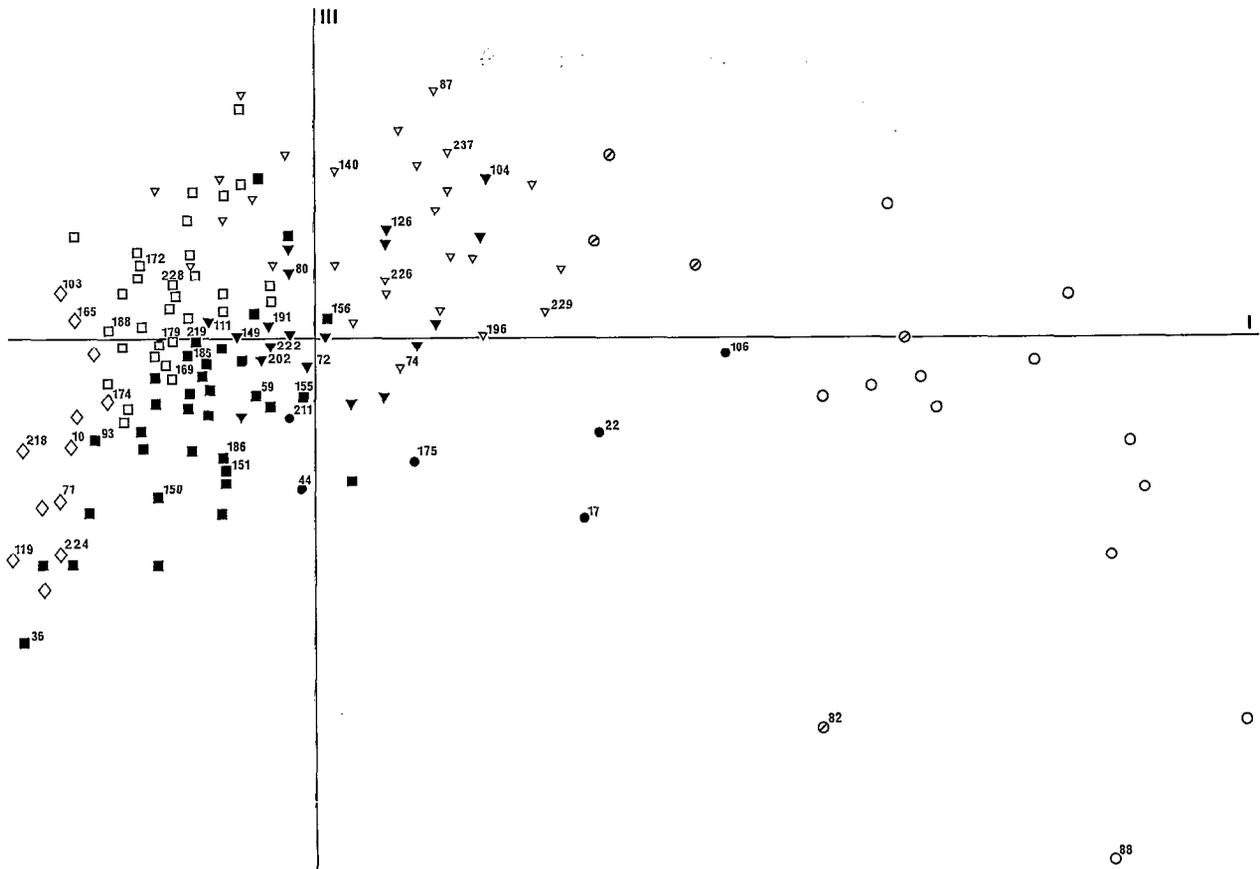


FIG. 4. — Analyse des Correspondances. Représentation des espèces dans le plan des axes I et III. *Correspondence Analysis. Plane (I, III), projection of the species*

sensiblement la même, le choix des espèces aboutit certainement à augmenter les valeurs propres des premiers axes dans l'analyse présentée par GUILLE et PONGE. Même dans ce cas il n'y a pas matière à d'utiles comparaisons, ce qui laisse la discussion ouverte.

Bien que les premiers axes n'extraient que peu de variance, il est possible d'interpréter, en référence au milieu physique, les projections des points-espèces dans les plans (I, II) et (I, III) (fig. 3 et 4).

Dans le plan (I, II), les espèces sabulicoles se placent le long de l'axe I en prenant des valeurs positives; cet axe paraît donc lié au gradient de teneur en éléments fins (lutites). Les espèces les plus profondes ont des ordonnées fortement positives sur l'axe II qui représente ainsi un gradient climatique (profondeur). En fait l'ensemble de la structure prend la forme d'un croissant (effet GUTMAN; BENZECRI, 1973) et l'on constate que les gradients lutites et profondeur sont encore mieux ajustés par des axes orthogonaux passant par les cornes du croissant et donc légèrement inclinés sur les axes I

et II. Un phénomène remarquable se traduit par la distance importante des espèces sabulicoles entre elles et avec celles qui recherchent des substrats envasés. Cette observation est le résultat, d'une part de la répartition clairsemée de la faune (en individus comme en espèces) dans les sables, sédiments peu accueillants pour une majorité de polychètes, d'autre part de la tendance des sabulicoles à être strictement inféodés à ce type de substrat.

Au contraire, les substrats vaseux sont tout à fait favorables aux annélides et les espèces à affinité vasicole sont, pour la plupart, tolérantes vis-à-vis de la teneur en lutites; d'où les distances faibles entre elles. Il y aura donc difficulté, dans ces conditions, à établir des coupures parmi les espèces de fonds envasés. Cependant, en comparant la répartition des espèces dans le plan (I, II) avec celle résultant de l'Analyse de Gradient dans le plan lutites/profondeur (fig. 2), on retrouve aisément, à quelques détails près, la même organisation.

La signification écologique de l'axe III n'est pas d'emblée visible même si la répartition des points-

TABLEAU II

Analyse des Correspondances. Contributions relatives les plus élevées (espèces) aux trois premiers axes. La position des espèces est signalée (+ ou -). *Correspondence Analysis. Most important relative contribution of species to the three first axes. Species position is noticed (+ or -)*

Axe I		Axe II		Axe III	
(75) <i>N. cirrosa</i>	0.8933 (+)	(155) <i>S. armiger</i>	0.5443 (-)	(98) <i>H. fauveli</i>	0.9080 (+)
(133) <i>D. africana</i>	0.7933 (+)	(188) <i>M. sarsi</i>	0.5441 (+)	(199) <i>P. scutigereoides</i>	0.8568 (+)
(34) <i>S. zonata</i>	0.7778 (+)	(218) <i>A. crinita</i>	0.5266 (+)	(220) <i>P. bipennata</i>	0.8103 (+)
(144) <i>A. intermedia</i>	0.4639 (+)	(213) <i>A. kerguelensis</i>	0.5064 (+)	(138) <i>T. multibranchis</i>	0.7130 (+)
(74) <i>G. tessellata</i>	0.5780 (+)	(119) <i>H. saeva</i>	0.4957 (+)	(140) <i>C. setosa</i>	0.6389 (+)
(163) <i>O. kirkegaardii</i>	0.5156 (+)	(156) <i>S. chevalieri</i>	0.4894 (-)	(217) <i>L. vanelli</i>	0.5395 (+)
(104) <i>O. eremita</i>	0.4214 (+)	(109) <i>O. bihanica</i>	0.4808 (+)	(105) <i>O. quadricuspis</i>	0.4618 (+)
(28) <i>S. ocalinum</i>	0.3315 (+)	(80) <i>G. unicornis</i>	0.4776 (-)	(87) <i>G. nordmanni</i>	0.4418 (+)
(93) <i>H. kinbergi</i>	0.2743 (-)	(172) <i>D. caducus</i>	0.4698 (+)	(151) <i>P. socialis</i>	0.3708 (-)
(169) <i>N. latericeus</i>	0.2425 (-)	(44) <i>E. parvecarunculata</i>	0.4460 (-)	(83) <i>G. multidentata</i>	0.3529 (+)
(135) <i>H. papillicornis</i>	0.2245 (+)	(72) <i>N. lyrochaeta</i>	0.4419 (-)	(88) <i>G. abidjanensis</i>	0.3426 (-)
(30) <i>T. vazensis</i>	0.2182 (+)	(95) <i>N. unicornis</i>	0.4211 (+)	(11) <i>H. antilopis</i>	0.3414 (+)
(31) <i>T. dendrolepis</i>	0.1869 (+)	(81) <i>G. rouxii</i>	0.4170 (+)	(36) <i>E. incisa</i>	0.3356 (-)
(172) <i>O. caducus</i>	0.1767 (-)	(103) <i>R. agassizi</i>	0.3803 (+)	(120) <i>A. iricolor</i>	0.3243 (+)
(175) <i>C. palermitana</i>	0.1526 (-)	(41) <i>P. trionyx</i>	0.3674 (+)	(237) <i>J. elegans</i>	0.3231 (+)
(118) <i>H. africana</i>	0.1382 (+)	(59) <i>P. modesta</i>	0.3564 (-)	(178) <i>C. lumbricoides</i>	0.3182 (+)
(88) <i>G. abidjanensis</i>	0.1363 (+)	(186) <i>M. decorata</i>	0.3559 (-)	(127) <i>L. cirrata</i>	0.3143 (+)
(188) <i>H. sarsi</i>	0.1294 (-)	(71) <i>C. costae</i>	0.3348 (+)	(183) <i>C. capensis</i>	0.2972 (+)

espèces dans le plan (I, III) est conforme à ce que l'on connaît de leurs relations avec les facteurs du milieu. Mais, si l'on laisse de côté les sabulicoles, il apparaît que l'ordination des autres espèces sur cet axe dépend de leur affinité pour la matière organique, comme on peut le vérifier en se référant à l'ordination des espèces sur le facteur carbone par l'Analyse de Gradient (INTÈS et LE LÉUFF, 1986). C'est un exemple de la complémentarité des méthodes.

L'examen des contributions relatives des espèces aux axes d'inertie confirme les différents points déjà soulignés (tabl. II).

Les espèces à forte contribution sur l'axe I sont, en majorité, des sabulicoles (coordonnées positives). Les autres, *M. kinbergi* (93), *N. latericeus* (169), *D. caducus* (172), *C. palermitana* (179) et *M. sarsi* (188) ont des affinités plus ou moins fortes pour les sédiments vaseux et sont toutes communes. La liaison axe I — teneur en particules fines se trouve ainsi confirmée.

Beaucoup d'espèces profondes (coordonnées positives) figurent parmi les structurantes de l'axe II; seule parmi les polychètes à coordonnées négatives, *E. parvecarunculata* (44), est une espèce infralittorale; toutes les autres, *P. modesta* (59), *N. lyrochaeta* (72), *G. unicornis* (80), *S. armiger* (155), *S. chevalieri* (156) et *M. decorata* (186), sont très tolérantes, et pèsent dans l'analyse parce que très communes. Il paraît donc justifié de lier l'axe II au gradient température.

La plupart des espèces qui contribuent le plus à l'axe III ont été récoltées sur des substrats vaseux

pauvres en matière organique (coordonnées positives). Quant aux autres, *P. socialis* (151), est une espèce très commune de vase sableuse; *G. abidjanensis* (88) est sabulicole et *E. incisa* (36) profonde. On est donc amené à associer l'axe III à la teneur en matière organique du sédiment.

Le dendrogramme de la figure 5, résultat de la partition par les Nuées Dynamiques et l'analyse hiérarchique, propose un certain nombre d'assemblages.

Alors que les représentations dans les plans (I, II) et (I, III) mettent en évidence des gradients le long desquels les espèces se répartissent, dans l'ensemble, en accord avec ce qui est connu de leur écologie, les résultats issus de la suite du traitement (partition et hiérarchie), deviennent difficiles à interpréter et donc peu utilisables. La composition des groupes qui ressortent sur le dendrogramme est en effet, le plus souvent, très hétérogène, mises à part celle du groupe 3 (sabulicoles de l'infralittoral) et celle du groupe 2 (espèces profondes). C'est ainsi que, dans le groupe 4, des polychètes sabulicoles accompagnent des espèces de sables vaseux et de vases sableuses, le groupe 6 rassemblant, pour sa part, une mosaïque d'annélides d'affinités diverses, sabulicoles à vasicoles, infralittorales à profondes; la faune des fonds organogènes envasés se retrouve dans le groupe 5, mais à côté d'espèces qui, manifestement, n'en font pas partie. Il semble que l'affinité vis-à-vis de la matière organique joue un rôle important dans ce classement qui oppose les groupes 4 et 5 (espèces des sédiments pauvres en matière organique) au groupe 6 (espèces peuplant les fonds à forte teneur en matière organique).

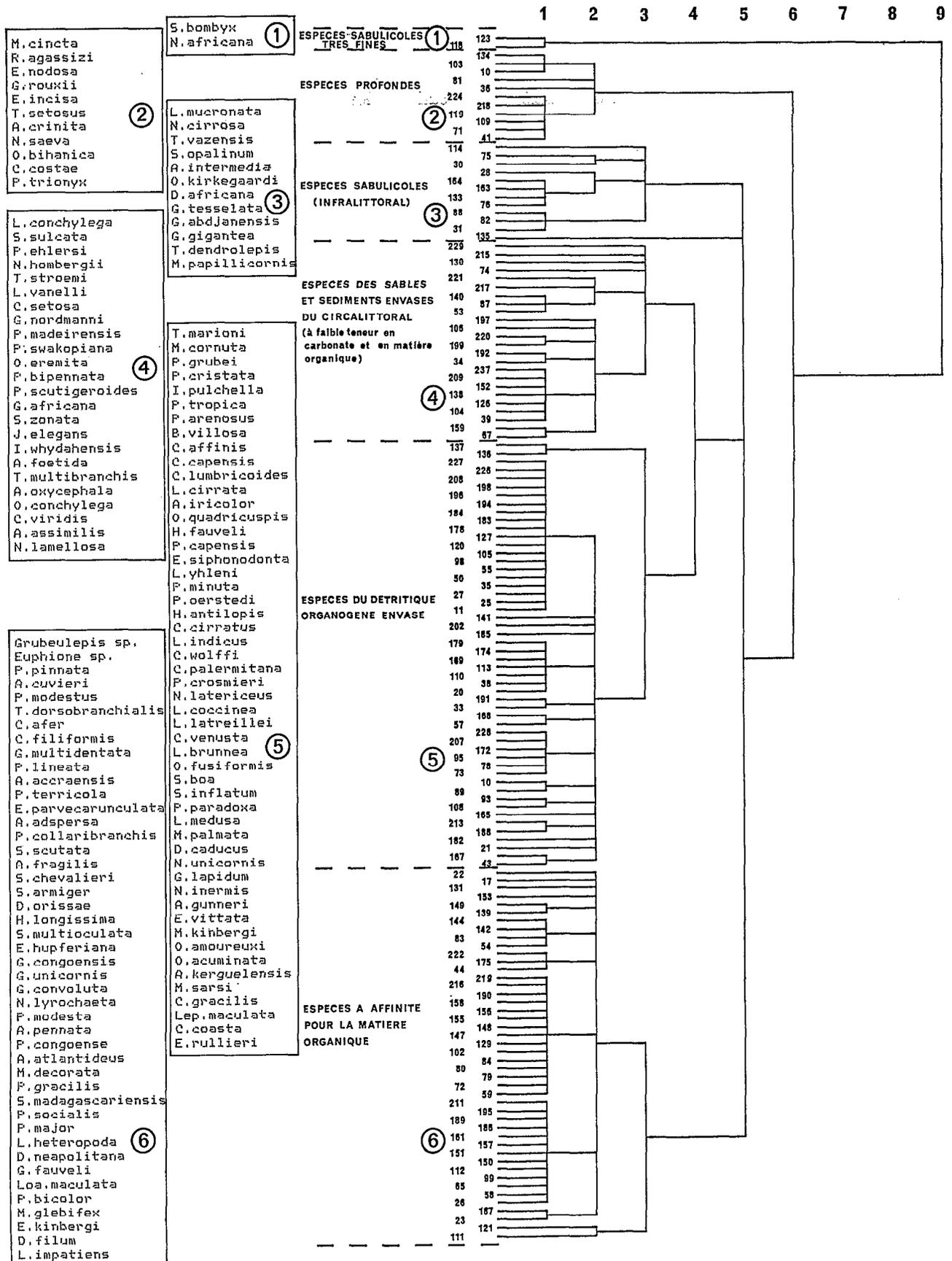


FIG. 5. — Groupement des espèces à partir de leurs coordonnées (observations) dans l'espace des cinq premiers axes de l'Analyse des Correspondances. *Species assemblages from the results of Correspondence Analysis (space of the first five axes)*

En conclusion, l'emploi de techniques mathématiques aussi puissantes peut conduire à des résultats cohérents qui s'intègrent bien dans les connaissances déjà acquises sur le milieu étudié. Mais il risque également d'introduire des structures, logiques au sens mathématique, qui le sont beaucoup moins au sens écologique.

Alors que l'Analyse de Gradient, en calculant des valeurs centrales, simplifie et schématise les structures, les Correspondances, aux prises avec un taxon composé d'espèces dans l'ensemble très tolérantes aux conditions de milieu, ne parvient pas à pratiquer une ordination nette, même si les principaux gradients écologiques sont mis en évidence. D'où la difficulté, dans la suite du traitement, d'établir des coupures correctes.

2.3. Définition des assemblages

On tiendra compte essentiellement des résultats de l'Analyse de Gradient mais en faisant également référence à la position des espèces dans les plans (I, II) et (I, III) des Correspondances et en se rapportant aux données physiques et faunistiques de base.

Huit assemblages ont été retenus.

2.3.1. Espèces sabulicoles de l'infralittoral (symbole ○)

(28) <i>S. opalinum</i>	(118) <i>N. africana</i>
(30) <i>T. vazensis</i>	(123) <i>S. bombyx</i>
(31) <i>T. dendrolepis</i>	(133) <i>D. africana</i>
(75) <i>N. cirrosa</i>	(135) <i>M. papillicornis</i>
(88) <i>G. abidjanensis</i>	(163) <i>O. kirkegaardi</i>
(114) <i>L. mucronata</i>	(164) <i>A. intermedia</i>

2.3.2. Espèces sabulicoles du circalittoral (symbole ◊)

(34) <i>S. zonata</i>	(192) <i>G. africana</i>
(76) <i>G. tessellata</i>	(215) <i>S. sulcata</i>
(82) <i>G. gigantea</i>	

On a été conduit à placer *G. gigantea* (82) dans ce groupe étant donnée sa position dans l'Analyse des Correspondances. Connue pour être gravellicole, *G. gigantea* n'est pas très commune en Côte d'Ivoire; une récolte dans une station à teneur en lutites élevée a probablement contribué à biaiser sa valeur centrale « lutites ».

2.3.3. Espèces des sables vaseux de l'infralittoral (symbole ●)

(17) <i>Euphione sp.</i>	(106) <i>O. eremita</i>
(22) <i>Grubeulepis sp.</i>	(175) <i>P. terricola</i>
(44) <i>E. parvecarunculata</i>	(211) <i>A. pennata</i>

Ce groupe n'est pas individualisé dans les analyses. Il constitue cependant une entité écologique définie,

avec des espèces fréquentant des fonds très particuliers : les substrats envasés proches du débouché des fleuves. Ces annélides occupent d'ailleurs une position très précise dans l'Analyse de Gradient comme dans les Correspondances (fig. 2, 3, 4).

2.3.4. Espèces des sables vaseux du circalittoral (symbole ▽)

(25) <i>P. oerstedii</i>	(152) <i>A. foetida</i>
(27) <i>P. minuta</i>	(183) <i>C. capensis</i>
(50) <i>E. siphonodonta</i>	(196) <i>P. arenosus</i>
(53) <i>P. madeirensis</i>	(197) <i>P. swakopiana</i>
(54) <i>P. lineata</i>	(198) <i>P. tropica</i>
(55) <i>P. capensis</i>	(199) <i>P. scutigeroïdes</i>
(74) <i>N. hombergii</i>	(217) <i>L. vanelli</i>
(87) <i>G. nordmanni</i>	(220) <i>P. bipinnata</i>
(120) <i>A. iricolor</i>	(221) <i>T. stroemi</i>
(130) <i>P. ehlersi</i>	(226) <i>P. cristata</i>
(138) <i>T. multibranchis</i>	(227) <i>P. grubei</i>
(140) <i>C. setosa</i>	(229) <i>L. conchylega</i>
(141) <i>C. cirratus</i>	(237) <i>J. elegans</i>
(142) <i>C. filiformis</i>	

Dans le plan lutites — température (fig. 2), *G. nordmanni* (87) et *C. setosa* (140) se situent parmi les sabulicoles du circalittoral. Il n'en va plus de même quand on fait intervenir les deux autres facteurs, teneurs en carbone et carbonate (fig. 1). Ce résultat est conforté par l'examen des figures 3 et 4 tirées de l'Analyse des Correspondances où ces deux espèces se placent à proximité des polychètes des sables vaseux, de même que *N. hombergii* (74) et *J. elegans* (237) pour lesquels le même choix sera finalement adopté.

P. arenosus (196) est classé, sur le dendrogramme issu de l'Analyse de Gradient, parmi les annélides de détritique organogène envasé. Sa valeur centrale « carbonate » est en effet élevée. Un examen attentif de sa distribution montre cependant que ce Flabelligeridae se rencontre en fait sur les sables vaseux les plus coquilliers; d'où sa place dans ce groupe, choix confirmé par sa position dans les plans (I, II) et (I, III) des Correspondances. C'est également le cas de *P. cristata* (226).

Malgré sa situation parmi les annélides de vases sableuses (figure 2) l'analyse range *L. conchylega* (229) dans ce groupe étant donnée sa faible valeur centrale sur l'échelle des teneurs en carbone; ce résultat est confirmé par l'Analyse des Correspondances.

2.3.5. Espèces des vases très sableuses du circalittoral (symbole ▼)

(39) <i>C. viridis</i>	(80) <i>G. unicornis</i>
(72) <i>N. lyrochaeta</i>	(83) <i>G. multidentata</i>
(79) <i>G. convoluta</i>	(99) <i>D. neapolitana</i>

(104) <i>O. conchylega</i>	(161) <i>P. gracilis</i>
(111) <i>L. impatiens</i>	(191) <i>O. fusiformis</i>
(112) <i>L. heteropoda</i>	(202) <i>L. indicus</i>
(126) <i>A. oxycephala</i>	(209) <i>I. whydahensis</i>
(144) <i>C. afer</i>	(216) <i>A. pennata</i>
(149) <i>P. modestus</i>	(222) <i>A. accraensis</i>
(158) <i>A. fragilis</i>	(228) <i>L. medusa</i>

L'Analyse de Gradient inclut *A. oxycephala* (126) et *L. indicus* (202) dans le groupe des espèces des sédiments organogènes, compte tenu de leur valeur centrale relativement élevée sur le gradient carbonate. En fait le premier fréquente des sédiments littoraux envasés riches en débris coquilliers et il est mieux à sa place ici, comme le montre aussi sa position dans le plan (I, II) des Correspondances; le second a plutôt des affinités pour la matière organique et, dans le plan (I, II) des Correspondances, il est plus proche des espèces de l'assemblage 5.

Le choix de l'Analyse de Gradient ne semble pas judicieux pour *A. accraensis* (222), en référence à la figure 2. Il est cependant justifié par la forte valeur centrale sur l'échelle du taux de carbone (INTÈS et LE LÈUFF, 1986) et conforté par l'Analyse des Correspondances. *L. impatiens* (111) est difficile à situer; relativement profond, il ne présente d'affinité ni pour les sédiments hétérogènes ni pour les fonds très envasés; on suivra cependant le choix de l'Analyse de Gradient en sachant qu'il ne décrit pas parfaitement les caractères écologiques de cet annélide. Enfin, chez *O. conchylega* (104), la valeur centrale «lutites» est biaisée par la récolte d'effectifs très importants de jeunes individus à une station où le substrat est une vase sableuse. Il vaut donc mieux placer cet *Onuphis* dans ce groupe 5, et suivre ainsi ce qu'indique l'Analyse des Correspondances.

2.3.6. Espèces des sédiments envasés organogènes du circalittoral du large et du bathylittoral (symbole □)

(11) <i>H. antilopis</i>	(137) <i>T. marioni</i>
(33) <i>S. boa</i>	(139) <i>T. dorsobranthialis</i>
(35) <i>L. yhleni</i>	(168) <i>S. inflatum</i>
(38) <i>C. venusta</i>	(169) <i>N. latericeus</i>
(57) <i>P. paradoxa</i>	(172) <i>D. caducus</i>
(73) <i>N. inermis</i>	(178) <i>C. lumbricoides</i>
(78) <i>G. lapidum</i>	(179) <i>C. palermitana</i>
(89) <i>E. villata</i>	(184) <i>C. affinis</i>
(95) <i>N. unicoloris</i>	(188) <i>M. sarsi</i>
(98) <i>H. fauveli</i>	(194) <i>B. villosa</i>
(105) <i>O. quadricuspis</i>	(207) <i>M. palmata</i>
(110) <i>L. latreillei</i>	(208) <i>E. pulchella</i>
(113) <i>L. coccinea</i>	(210) <i>A. gunneri</i>
(127) <i>L. cirrata</i>	(213) <i>A. kerguelensis</i>
(134) <i>M. cincta</i>	(228) <i>L. medusa</i>
(136) <i>M. cornuta</i>	

D'après les données de l'Analyse de Gradient, on aurait plutôt tendance à placer *L. medusa* (228) dans l'assemblage précédent; dans les plans (I, II) et (I, III) des Correspondances (fig. 3 et 4) ainsi que dans le plan lutites-profondeur (fig. 2), *Loimia* paraît proche des polychètes rencontrées dans le détritique organogène; en fait l'Analyse de Gradient est influencée par la faible valeur centrale «carbonate» (9,2) de l'espèce, due à un effectif nombreux récolté à une station où la teneur en calcaire est modeste.

2.3.7. Espèces des vases sableuses et vases du circalittoral et du bathylittoral (symbole ■)

(21) <i>L. maculata (Lepidasthenia)</i>	(148) <i>D. orissae</i>
(23) <i>E. kinbergi</i>	(150) <i>P. major</i>
(26) <i>P. bicolor</i>	(151) <i>P. socialis</i>
(36) <i>E. incisa</i>	(153) <i>A. cuvieri</i>
(43) <i>E. rullieri</i>	(155) <i>S. armiger</i>
(58) <i>L. maculata (Loandalia)</i>	(156) <i>S. chevalieri</i>
(59) <i>P. modesta</i>	(157) <i>S. madagascariensis</i>
(65) <i>G. fauveli</i>	(159) <i>A. assimilis</i>
(67) <i>N. lamellosa</i>	(167) <i>C. coasta</i>
(84) <i>G. congoensis</i>	(182) <i>C. gracilis</i>
(93) <i>M. kinbergi</i>	(185) <i>C. wolffi</i>
(102) <i>E. hupferiana</i>	(186) <i>M. decorata</i>
(108) <i>O. amoureuxi</i>	(187) <i>M. glebifex</i>
(121) <i>D. flum</i>	(189) <i>A. atlantideus</i>
(129) <i>S. multioculata</i>	(190) <i>S. scutata</i>
(131) <i>P. pinnata</i>	(195) <i>P. congoense</i>
(147) <i>H. longissima</i>	(219) <i>A. adpersa</i>

C. wolffi (185) est à la limite des groupes 6 et 7. Sa position dans le plan (I, II) des Correspondances incite plutôt à le faire figurer ici.

2.3.8. Espèces profondes de la marge externe (symbole ◇)

(10) <i>E. nodosa</i>	(109) <i>O. bihanica</i>
(20) <i>L. brunnea</i>	(119) <i>N. saeva</i>
(41) <i>P. trionya</i>	(165) <i>O. acuminata</i>
(71) <i>C. costae</i>	(174) <i>P. crosnieri</i>
(81) <i>G. rouzii</i>	(218) <i>A. crinita</i>
(103) <i>R. agassizi</i>	(224) <i>T. setosus</i>

Cette répartition en 8 assemblages des espèces de la faune annélide appelle quelques remarques. Dans les sédiments les moins envasés (sables, sables vaseux), la coupure infralittoral-circalittoral est bien visible. En revanche, les séparations circalittoral côtier — circalittoral du large — bathylittoral n'apparaissent jamais nettement et ce d'autant plus que les espèces ont des affinités de plus en plus marquées pour les éléments fins. Les facteurs édaphiques ont la prépondérance sur le facteur climatique. Il convient même de se demander si le système d'étagement adopté avec les étages

infralittoral, circalittoral côtier, circalittoral du large, bathylittoral, marge externe (INTÈS et LE LÆUFF, 1984) constitue une réalité écologique et s'il ne vaut pas mieux revenir à l'étagement plus communément admis : infralittoral, circalittoral côtier (= circalittoral côtier + circalittoral du large), circalittoral du large (= bathylittoral), marge externe. L'étude de l'ensemble de la faune devrait permettre de décider entre les deux options.

3. MISE EN ÉVIDENCE DES PEUPELEMENTS (TAXOCÉNOSES)

3.1. Analyse de Gradient

La valeur faunistique d'un peuplement peut être définie, pour un facteur du milieu, comme le barycentre des valeurs centrales des espèces dans le prélèvement, pondéré par les effectifs. La valeur faunistique résume donc l'information apportée par la composition faunistique du prélèvement et permet de le situer sur l'échelle du facteur.

Les valeurs faunistiques ont été calculées pour les paramètres déjà considérés : température moyenne annuelle sur le fond (étroitement liée à la profondeur), teneur en éléments fins, taux de carbonate et de carbone (tabl. III). Les ordinations sont représentées sur les figures 6, 7 et 8, la position des prélèvements étant notée respectivement dans les plans lutites/température, lutites/carbonate, lutites/carbone.

Les coefficients de corrélation entre les valeurs faunistiques sont respectivement de 0,72 (lutites/température); 0,53 (lutites/carbonate); 0,94 (lutites/carbone). Ils traduisent une analogie plus ou moins grande entre les ordinations sur les facteurs.

Les grandes coupures climatiques (étages) et édaphiques (contingents granulométriques) mises en évidence dans l'étude des espèces restent encore visibles (fig. 6 et 7).

Quelques rares récoltes, en particulier 1, 39, 40 et 17, 57, 116 (fig. 8), échappent à la relation étroite qui existe entre les valeurs faunistiques « lutites » et « carbone »; elles contiennent un effectif important en espèces à forte affinité pour la matière organique : *P. terricola* (175), *L. heteropoda* (112), *E. parvecarunculata* (44), *A. accraensis* (222), ou au contraire à faible affinité : *O. bihanica* (109), *O. amoureuizi* (108), *M. kinbergi* (93). On tirera cependant la conclusion que les ordinations des récoltes sur les facteurs lutites et carbone sont pratiquement équivalentes et qu'il est donc plus pertinent de se placer, pour entreprendre une partition par les Nuées Dynamiques, dans l'espace température/lutites/carbonate plutôt que dans celui des températures/lutites/carbone/carbonate.

Le dendrogramme (fig. 9) issu de la chaîne de traitement valeurs faunistiques, Nuées Dynamiques, hiérarchie, fait ressortir de façon très nette cinq groupements.

L'analyse commence par isoler au niveau 5 un groupe de prélèvements sur sables, situés par leurs valeurs faunistiques « température » dans l'infralittoral et le circalittoral côtier, en associant deux formes fortes des Nuées (groupe 1). Au niveau immédiatement inférieur, les quatre autres groupements sont individualisés. Le groupe 2 est composé de prélèvements sur sables, mais « contaminés » par l'intrusion de polychètes vasicoles tolérantes, et sur sables vaseux (individualisés par une forme forte). Le groupe 3 rassemble des relevés correspondant à des vases très sableuses; il comprend de nombreuses petites formes fortes; c'est le plus hétérogène; toutes les récoltes figurant dans ces groupes se situent dans les étages infralittoral et circalittoral côtier. En revanche, le groupe 4 est surtout constitué d'une grande forme forte rassemblant les prélèvements sur vase très sableuse organogène du circalittoral du large, du bathylittoral ainsi que ceux de la marge externe. Enfin le groupe 5 représente les récoltes de faune vasicole du circalittoral et du bathylittoral.

3.2. Analyse des Correspondances

Il s'agit de l'analyse déjà évoquée pour les espèces; le même système d'axes factoriels ajuste également le nuage des points-prélèvements. On s'intéressera aux projections dans les plans (I, II) et (I, III) (fig. 10 et 11).

Le même type de répartition que pour les espèces, avec effet GUTMAN, apparaît dans ces deux plans; les axes des branches des croissants correspondent mieux aux gradients des facteurs température, lutites et carbone organique que les axes I, II et III. On constate aussi que les prélèvements sur sables sont moins liés entre eux que ceux obtenus sur substrats vaseux.

Le dendrogramme de la figure 12 présente les résultats du traitement qui, à partir des saturations des points-prélèvements sur les cinq premiers axes des Correspondances, applique une partition par les Nuées Dynamiques suivie d'une analyse hiérarchique.

Dans l'ensemble, les structures qui se dégagent sont proches de celles mises en évidence par l'Analyse de Gradient, bien que moins nettes. L'apport le plus notable des Correspondances est le regroupement des récoltes de la marge externe (talus), rendu possible par la prise en considération des espèces les plus profondes, comme il a déjà été signalé.

Au niveau le plus élevé, la hiérarchie isole trois ensembles. Le premier (groupe 1), est composé de

TABLEAU III

Analyse de Gradient. Valeurs faunistiques des prélèvements sur les gradients de température, de taux de lutites, de teneurs en carbonate et carbone. *Sample scores on the gradient of temperature and percent of silt and clay, calcareous content, organic carbon*

Prélèvements	température	lutites	carbonate	carbone					
1	41.473	25.526	8.169	0.989	74	60.975	30.122	11.615	0.787
2	30.435	10.044	4.781	0.334	75	62.892	45.019	8.874	1.006
3	41.820	11.857	6.990	0.372	76	64.505	48.490	8.876	1.081
4	31.104	6.709	3.695	0.233	77	78.316	47.672	11.710	0.951
5	39.039	8.743	5.968	0.292	78	81.192	36.967	14.643	0.829
6	55.452	37.767	6.926	0.844	79	32.277	15.301	6.711	0.479
7	52.441	42.991	10.100	1.155	80	34.853	4.949	3.005	0.159
8	60.419	48.682	9.090	1.154	81	39.367	7.070	4.156	0.224
9	64.907	50.576	8.359	1.116	82	47.976	17.205	6.942	0.487
10	78.048	53.344	7.542	1.571	83	52.491	19.177	9.179	0.508
11	44.048	31.808	8.252	0.844	84	61.247	26.419	12.320	0.695
12	41.594	29.525	8.444	0.978	85	64.896	26.699	15.544	0.697
13	53.050	46.848	10.395	1.231	86	69.683	31.186	14.042	0.790
14	59.411	48.517	8.894	1.106	87	78.897	40.171	13.846	0.870
15	64.036	49.706	9.250	1.117	88	80.296	35.878	13.847	0.839
16	69.468	47.429	11.730	1.032	89	46.472	15.641	10.638	0.466
17	84.118	50.631	4.870	0.824	90	38.207	6.328	3.332	0.203
18	36.769	35.001	6.877	1.056	91	49.856	20.442	8.380	0.566
19	44.309	31.179	8.467	0.882	92	52.143	21.449	8.003	0.564
20	46.811	23.459	8.934	0.671	93	63.182	27.709	12.723	0.722
21	52.997	34.419	10.348	0.894	94	66.438	31.788	13.237	0.795
22	57.815	42.341	11.072	1.084	95	67.327	36.125	14.221	0.935
23	61.028	34.884	11.796	0.918	96	71.153	30.935	15.396	0.776
24	67.228	28.271	14.824	0.736	97	79.030	32.193	14.900	0.781
25	72.296	30.620	15.655	0.760	98	50.198	22.311	8.195	0.563
26	75.776	37.112	13.921	0.819	99	41.033	12.965	5.472	0.388
27	0.000	0.000	0.000	0.000	100	42.393	17.929	6.813	0.515
28	36.991	9.274	4.893	0.310	101	52.889	25.434	8.958	0.684
29	48.084	33.236	10.089	1.149	102	62.507	28.302	12.299	0.720
30	47.789	38.240	9.970	1.137	103	65.266	40.000	11.134	0.909
31	59.926	47.800	10.463	1.281	104	72.214	40.558	13.154	0.886
32	58.433	44.440	9.903	1.121	105	71.664	29.637	15.763	0.742
33	54.914	40.723	10.673	1.062	106	82.648	32.529	10.514	0.749
34	64.871	48.551	11.465	1.143	107	42.991	24.393	7.709	0.641
35	71.123	44.455	12.630	0.989	108	42.720	18.745	6.779	0.556
36	71.451	49.180	9.395	1.189	109	41.046	20.625	6.893	0.568
37	74.410	39.168	12.778	0.926	110	47.534	21.587	8.131	0.604
38	35.323	12.699	4.760	0.389	111	50.216	21.334	8.568	0.602
39	41.799	30.199	9.058	1.105	112	56.138	34.538	12.498	0.895
40	46.893	31.991	10.240	1.081	113	64.560	50.967	8.063	1.091
41	38.848	15.027	7.312	0.445	114	64.668	51.556	7.920	1.096
42	52.175	33.458	11.921	0.909	115	65.599	35.508	12.208	0.860
43	59.203	35.347	11.004	0.952	116	61.844	55.730	10.499	1.091
44	58.865	39.811	10.035	1.053	117	82.062	40.851	15.043	0.898
45	63.698	50.318	8.585	1.103	118	29.397	1.547	1.635	0.099
46	70.035	47.217	9.616	0.959	119	43.292	27.224	7.859	0.749
47	69.648	44.307	11.970	1.143	120	53.873	34.706	9.098	0.929
48	81.887	40.629	10.395	0.934	121	41.942	15.714	7.674	0.480
49	33.264	5.784	4.816	0.196	122	57.198	31.960	11.780	0.816
50	36.174	16.187	6.053	0.470	123	64.857	29.823	13.171	0.732
51	47.177	28.488	9.062	0.831	124	67.478	29.424	15.444	0.788
52	55.619	37.733	10.795	1.022	125	71.960	31.857	16.477	0.806
53	46.732	40.483	10.849	1.058	126	83.431	34.936	15.377	0.855
54	56.054	39.026	9.371	0.974	127	40.602	36.477	9.123	0.944
55	60.246	47.063	9.059	1.077	128	55.439	37.590	11.246	0.976
56	64.263	48.646	10.163	1.108	129	41.525	21.125	7.480	0.639
57	80.726	52.704	11.842	1.006	130	44.439	28.106	8.666	0.799
58	73.275	43.133	10.105	0.931	131	52.034	22.897	9.388	0.618
59	76.345	38.311	11.670	0.983	132	63.690	49.973	8.166	1.078
60	23.222	10.541	4.651	0.341	133	59.201	31.331	12.071	0.806
61	38.087	5.903	6.285	0.181	134	58.001	29.580	11.232	0.776
62	44.320	13.769	6.016	0.404	135	71.563	32.757	15.090	0.795
63	46.426	10.777	5.779	0.310	136	68.357	30.283	13.871	0.751
64	56.412	22.994	9.363	0.619	137	47.820	29.606	8.987	0.828
65	65.629	32.437	12.769	0.791	138	44.230	32.195	8.058	0.951
66	65.881	45.891	9.577	1.013	139	54.168	38.540	9.005	1.019
67	74.603	51.522	11.724	1.054	140	74.298	35.100	13.333	0.837
68	80.511	36.113	13.273	0.860	141	65.610	35.063	14.667	0.923
69	38.293	23.240	7.589	0.600	142	54.212	45.681	10.195	1.220
70	30.888	9.594	4.986	0.293	143	54.630	38.877	9.886	1.139
71	40.191	12.068	5.272	0.358	144	58.726	51.895	10.116	1.344
72	51.215	15.443	7.544	0.407	145	59.592	50.268	11.156	1.274
73	52.757	18.506	8.573	0.500					

5 récoltes sur sables (bien séparées des autres dans le plan I, III des Correspondances) qui ont la particularité d'être dépourvues ou presque d'annélides vasicoles intrusives; le second (groupe 2) rassemble des échantillons déjà plus contaminés mais toujours sur sables propres; le troisième représente l'ensemble des relevés de dragages sur fonds plus ou moins envasés. Dans cet ensemble, une partition au niveau 5

sépare les stations de la marge externe (groupe 6). Il faut ensuite descendre au niveau 3 pour identifier les trois derniers groupes composés d'une ou plusieurs grandes formes fortes auxquelles on associe aussi logiquement que possible les récoltes qui restent individualisées à ce niveau ou qui vont par deux ou trois. Le groupe 3 réunit ainsi des prélèvements sur sédiments vaseux, en grande majorité situés

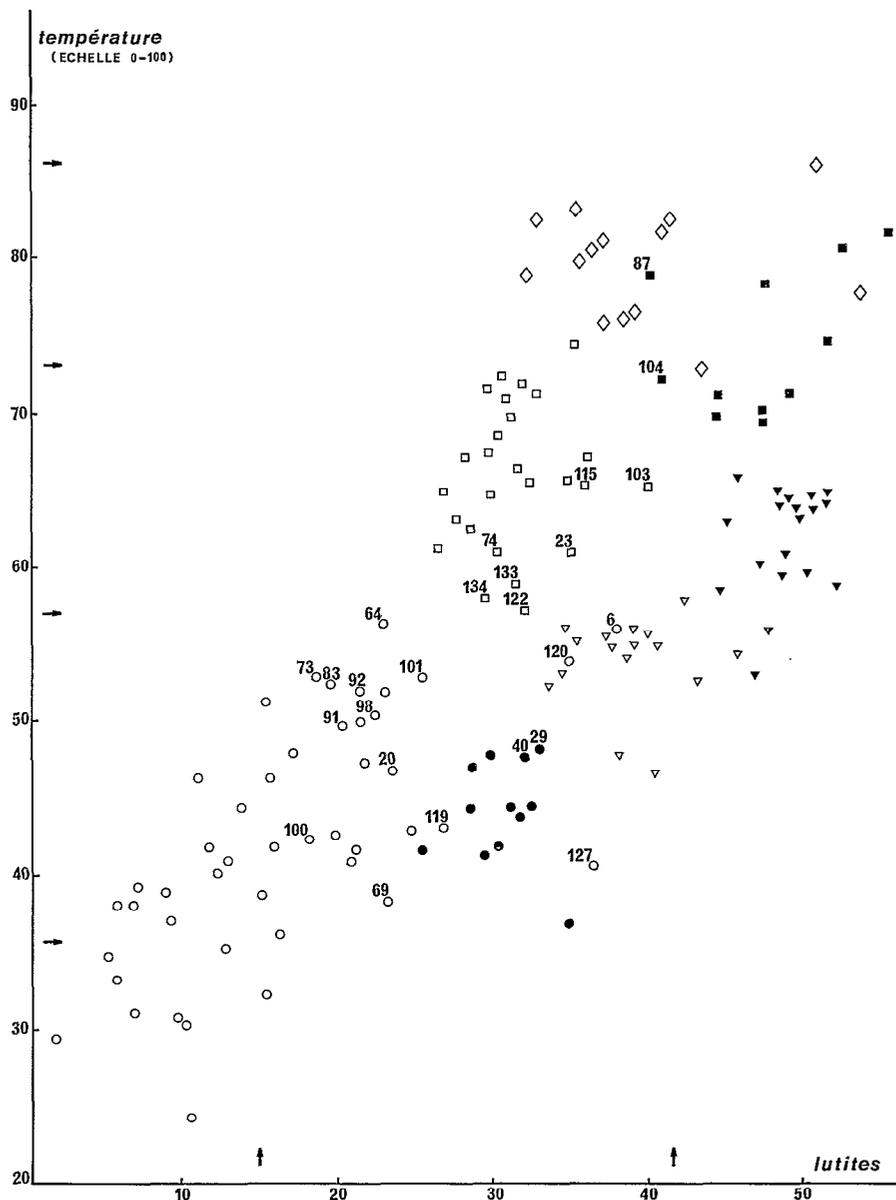


FIG. 6. — Analyse de Gradient. Représentation des prélèvements par leurs valeurs faunistiques dans le plan lutites/température. Les prélèvements sont désignés par des symboles selon le peuplement dans lequel ils sont rangés lors de la discussion finale (valable aussi pour les figures 7, 10, 11). Ceux dont il est plus particulièrement question dans le texte figurent aussi par leur code (valable pour les figures 7, 8, 10, 11). *Gradient Analysis. Sample scores, plane of lutites content/temperature. Samples are pointed on by symbols according to the cenotic unit in which they are ranked in the final discussion (also valuable for figures 7, 10, 11). Samples which are mentioned in the text are designated by their numerical code (also valuable for figures 7, 8, 10, 11)*

dans le circalittoral côtier. Dans le groupe 4, on retrouve les stations sur sédiments organogènes envasés du circalittoral et du bathylittoral. Enfin, le groupe 5 rassemble les récoltes sur vases sableuses et vases du circalittoral du large et du bathylittoral.

3.3. Synthèse des résultats, définition des peuplements d'annélides

Une telle étude, fondée sur une couverture par dragages d'un secteur du plateau continental, ne peut avoir la prétention de caractériser et délimiter,

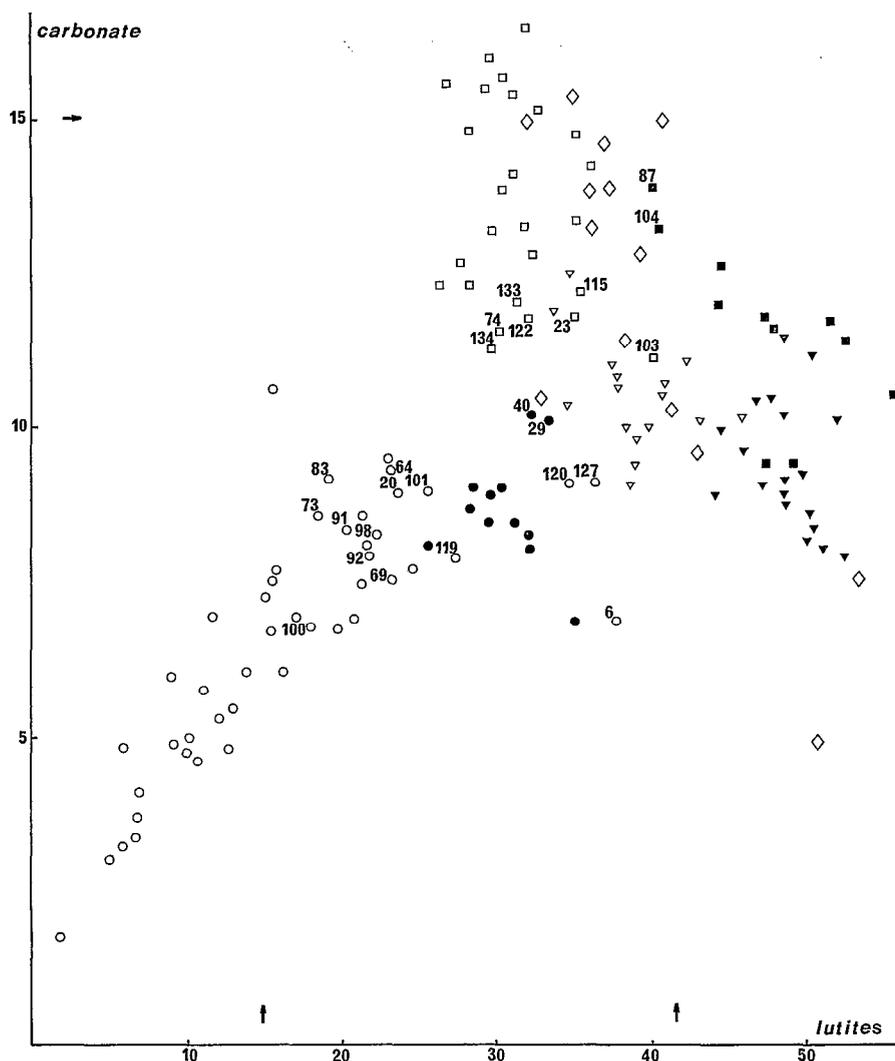


Fig. 7. — Analyse de Gradient. Représentation des prélèvements par leurs valeurs faunistiques dans le plan lutites/carbonate.
Gradient Analysis. Sample scores, plane if lutites content|carbonate rate

avec une grande précision et de façon définitive, les communautés benthiques de la zone néritique de Côte d'Ivoire. Disposant d'une bonne description du milieu physique (hydroclimat et contexte sédimentaire), d'un échantillonnage systématique qui a pris en compte les types de biotopes les plus répandus, de méthodes d'analyses performantes, on peut cependant espérer décrire des peuplements annéliens qui ne soient pas seulement des entités arbitraires.

L'importance du groupe des polychètes au sein de la faune benthique de la région étudiée (35 % des espèces et 38 % des effectifs), la variété de

leurs types éthologiques laissent également espérer que les structures mises en évidence pour ce taxon (taxocénoses) resteront valables quand l'ensemble de la faune sera prise en considération.

La définition des différents peuplements, telle qu'elle va être proposée, découle d'abord des résultats des deux séries d'analyses (Gradient et Correspondances); mais elle s'appuie aussi constamment sur l'examen des relevés faunistiques et des données physiques de base.

Sept peuplements ont été distingués. Les choix effectués et les limites établies seront tour à tour discutés.

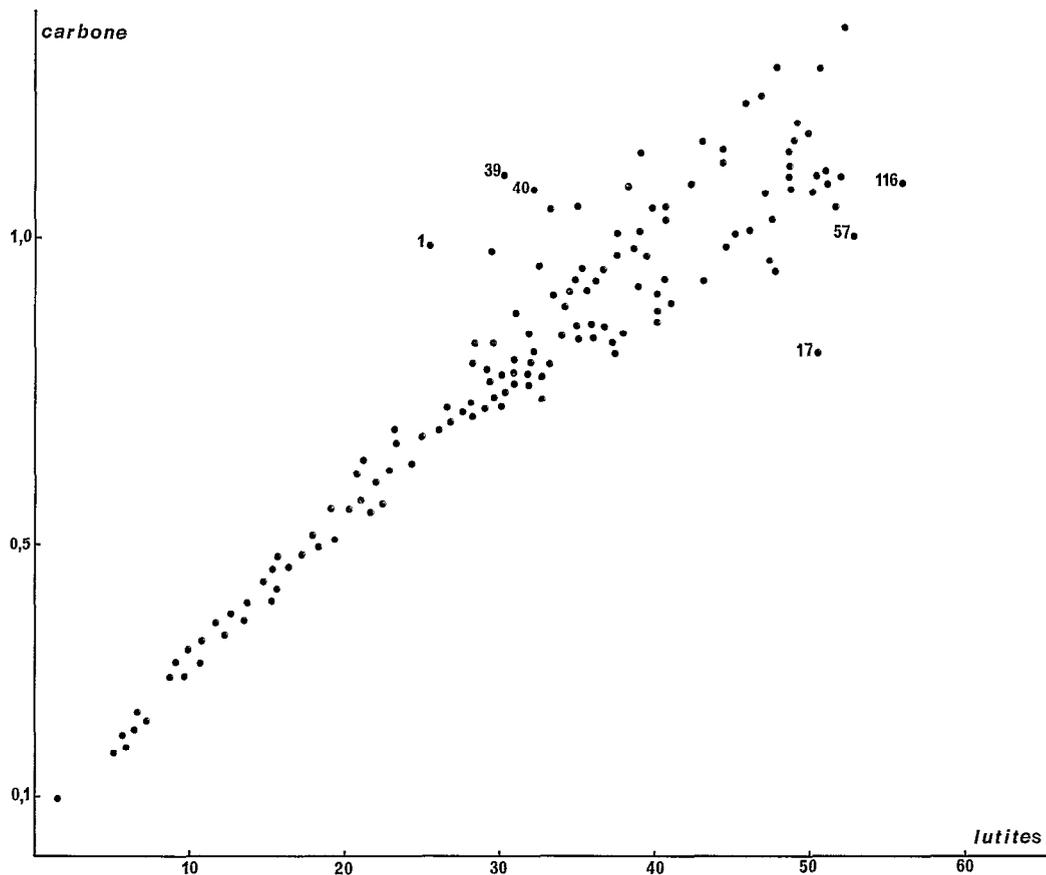


FIG. 8. — Analyse de Gradient. Représentation des prélèvements par leurs valeurs faunistiques dans le plan lutites/carbone.
Gradient Analysis. Sample scores, plane of lutites content/organic carbon rate

3.3.1. PEUPLEMENT DES SABLES TRÈS FINS A MOYENS BIEN CLASSÉS (symbole O)

Chacune des analyses fait la différence entre prélèvements à faune sabulicole exclusive ou prépondérante d'une part, à faune sabulicole « contaminée » par des intrusions de polychètes à affinité vasicole plus ou moins nette d'autre part. Cette contamination peut avoir plusieurs causes : la proximité de substrats vaseux dont les espèces tolérantes essaient et s'installent au delà des limites du biotope de prédilection; la présence au-dessus du fond d'eaux chargées en particules fines et en matière organique (en particulier près du débouché de fleuves); enfin le colmatage, même faible, de la maille entre les grains par les lutites. L'effet d'intrusion peut être parfois important à tel point qu'il masque alors dans les analyses la présence des polychètes sabulicoles. Quand il y a présence d'un nombre important de ces espèces vasicoles, les Correspondances ont tendance à classer les prélève-

ments dans d'autres groupes, contrairement à l'Analyse de Gradient (20, 64, 69, 73, 83, 91, 92, 98, 100, 101); quand il n'y a que quelques espèces mais avec des effectifs notables, c'est l'Analyse de Gradient qui écarte ces récoltes du groupe des sables (6, 119, 127). Les deux phénomènes se superposent à la station 120, sur sable pur, avec l'intrusion en force de *S. scutata* (190) accompagné de *G. unicornis* (80), *L. indicus* (202) et *I. whydahensis* (209). Dans ce cas, les deux analyses ont le même comportement et classent le relevé auprès de ceux obtenus sur sédiments vaseux.

Cette discussion tend à montrer qu'il n'est pas commode de préciser des limites alors même qu'il s'agit des biotopes les plus typés, pratiquement des sables purs.

On a pris le parti de considérer, comme représentant ce peuplement, les récoltes placées dans un groupe sabulicole par l'une ou l'autre analyse : elles comprennent toujours un fonds d'espèces ren-

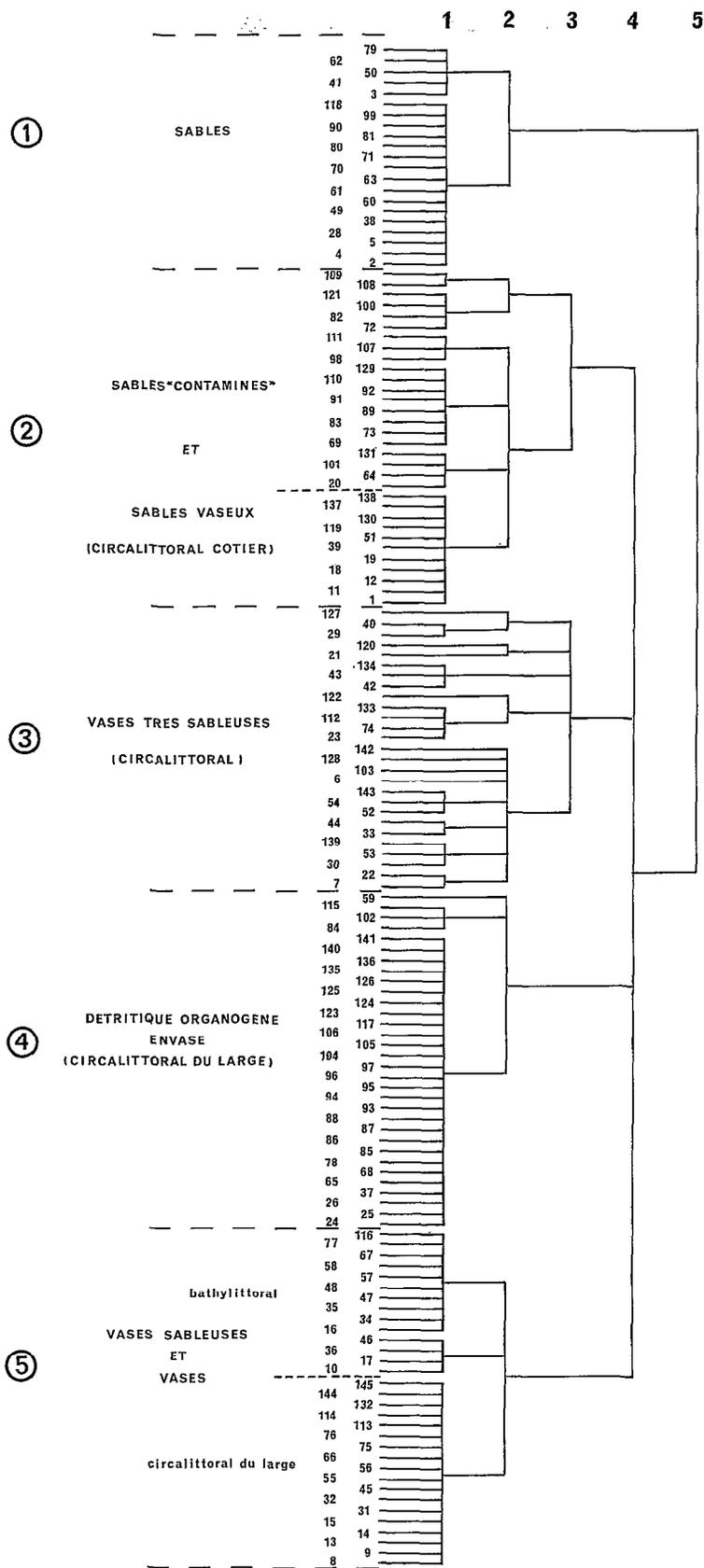


FIG. 9. — Groupement des prélèvements à partir de leurs valeurs faunistiques (Analyse de Gradient) dans l'espace température/lutites/carbonate. Grouping of the samples from their scores (Gradient Analysis) in the three dimensional space of temperature/lutites content/carbonate rate

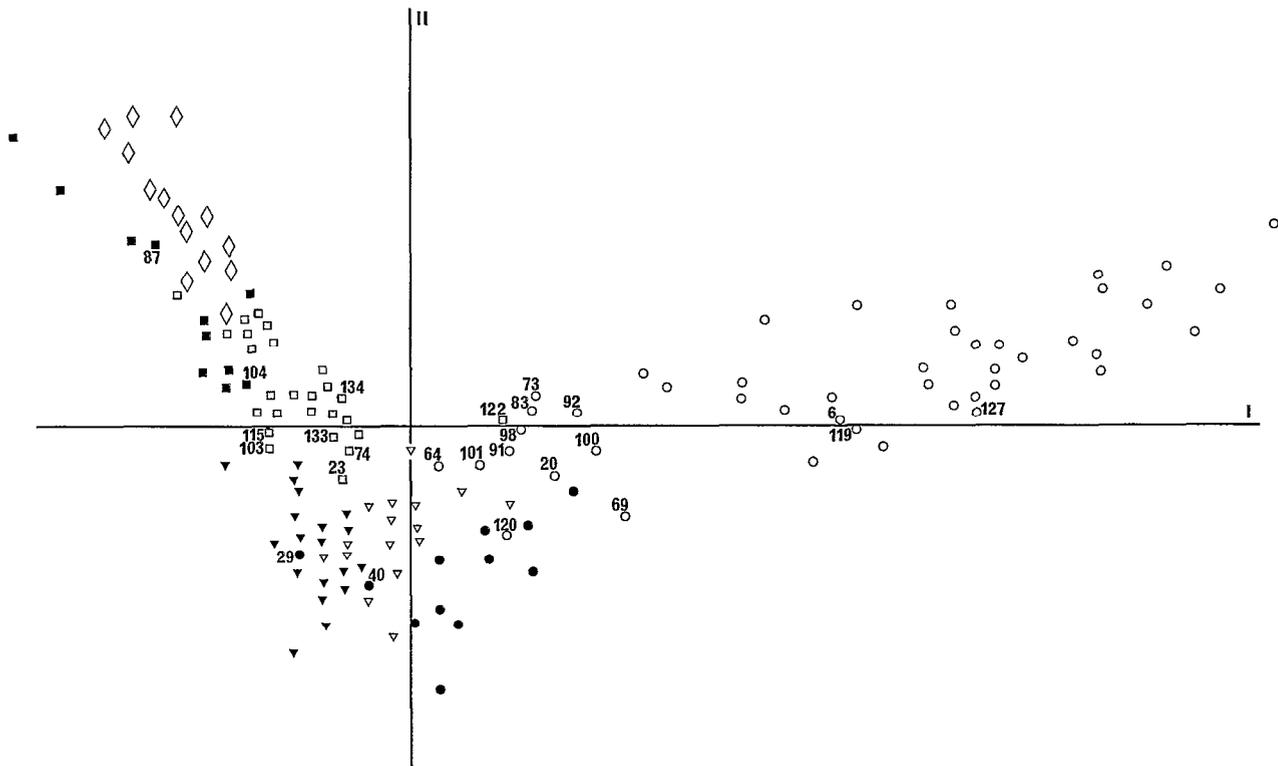


FIG. 10. — Analyse des Correspondances. Représentation des prélèvements dans le plan des axes I et II. *Correspondence Analysis. Plane (I, II), projection of the samples*

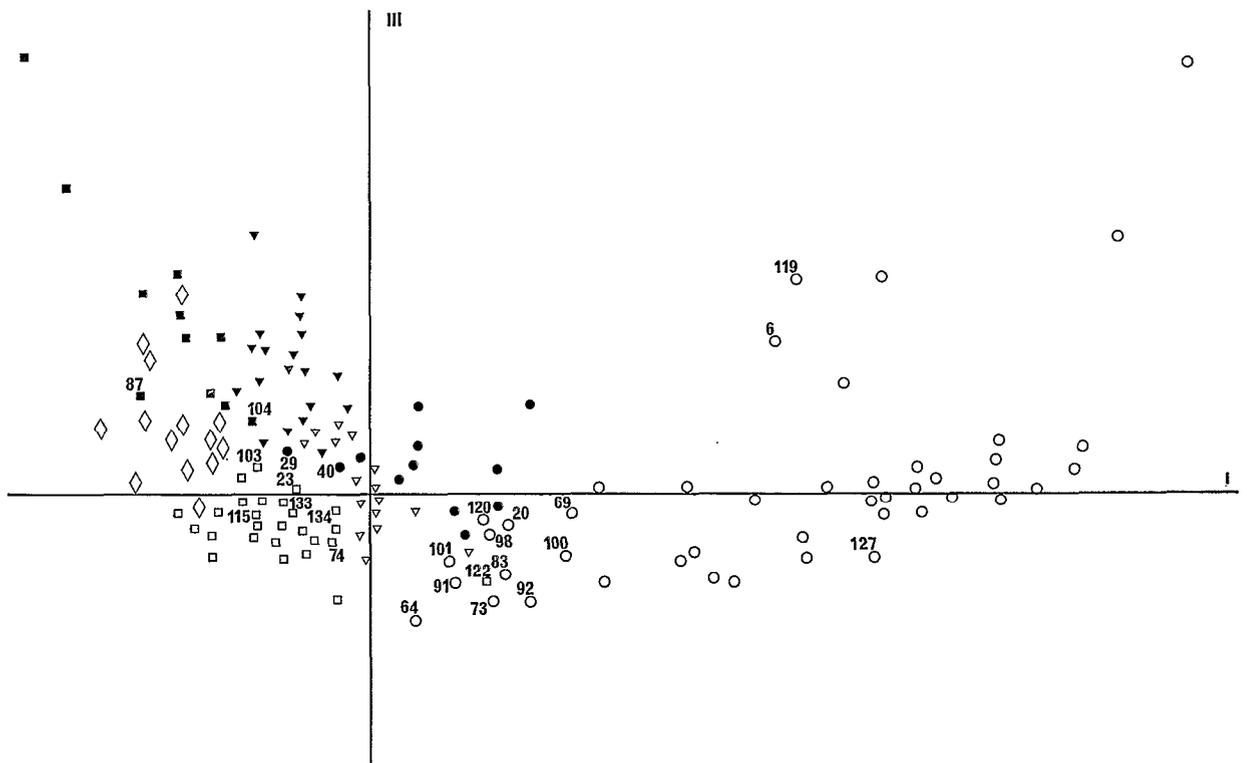


FIG. 11. — Analyse des Correspondances. Représentation des prélèvements dans le plan des axes I et III. *Correspondence Analysis. Plane (I, III), projection of the samples*

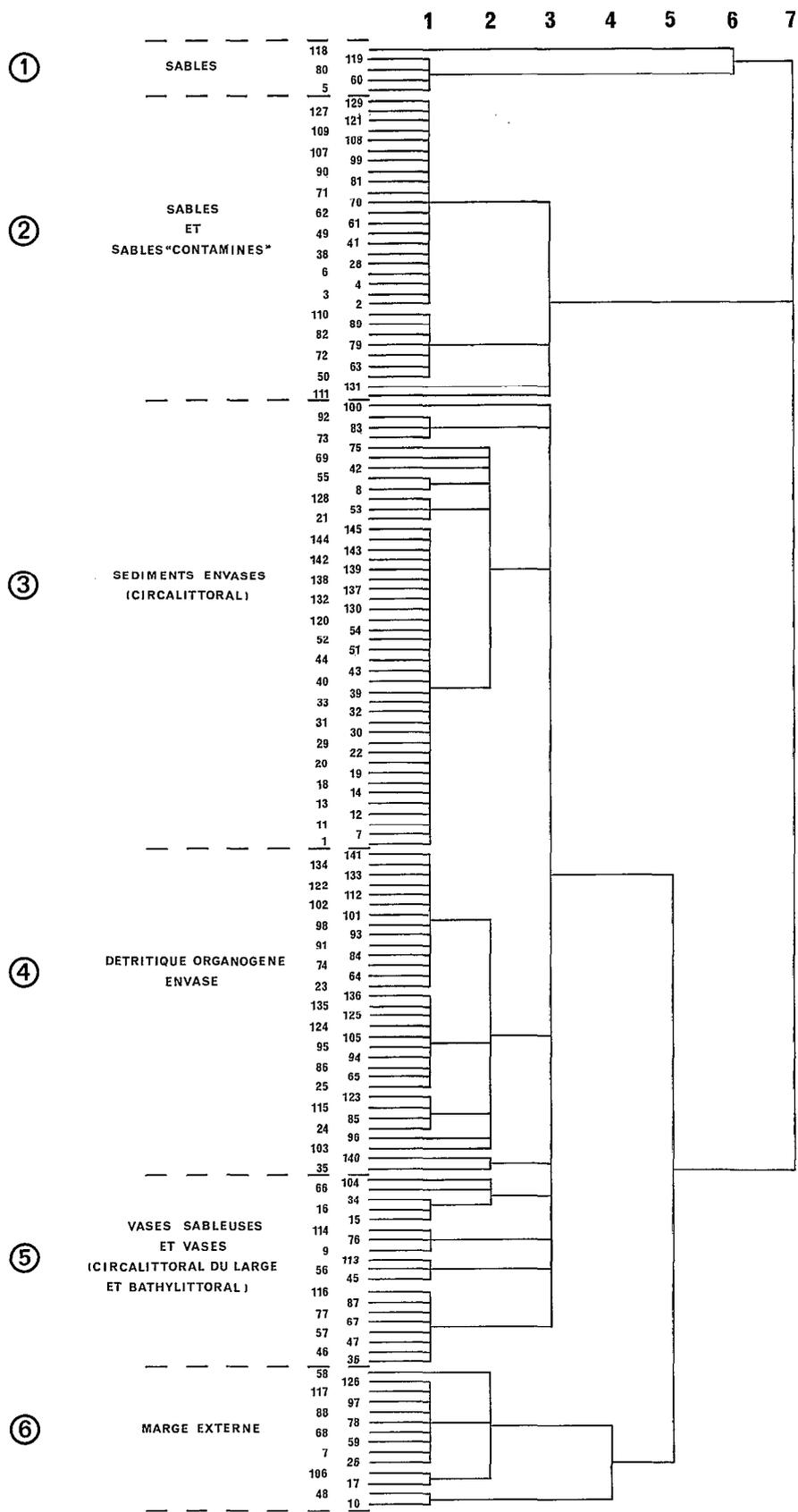


FIG. 12. — Groupement des prélèvements à partir de leurs saturations (variables) dans l'espace des cinq premiers axes de l'Analyse des Correspondances. Grouping of the samples from the results of Correspondence Analysis (space of the first five axes)

contrées sur substrats sableux et elles sont obtenues sur sables pratiquement purs, ce qui est également le cas de la station 120. On notera que les résultats des analyses n'ont tenu compte ni des catégories dimensionnelles des sables (très fins, fins, moyens) ni de leur position dans les étages (infralittoral, circalittoral côtier). On classera donc dans ce peuplement les prélèvements : 2, 3, 4, 5, 6, 20, 28, 38, 41, 49, 50, 60, 61, 62, 63, 64, 69, 70, 71, 72, 73, 79, 80, 81, 82, 83, 89, 90, 91, 92, 98, 99, 100, 101, 107, 108, 109, 110, 111, 118, 119, 120, 121, 127, 129, 131.

3.3.2. PEUPEMENT DES SABLES VASEUX DE L'INFRA-LITTORAL (symbole ●)

Ce peuplement constitue une forme forte de l'Analyse de Gradient liée à celles des sables contaminés pour constituer le groupe 2 (fig. 9). Il n'est pas mis en évidence dans l'Analyse des Correspondances qui ne fait pas de différence entre les prélèvements sur substrats vaseux de l'infralittoral et du circalittoral côtier ; dans les plans (I, II) et (I, III) (fig. 10 et 11) ce peuplement s'individualise cependant assez bien. On ajoutera les récoltes 40 et 29, de même composition faunistique et qui se situent, dans le plan lutites-profondeur de l'Analyse de Gradient (fig. 6) très près des prélèvements de la forme forte déjà citée. On aboutit ainsi à l'ensemble : 1, 11, 12, 18, 19, 29, 39, 40, 51, 130, 137, 138.

3.3.3. PEUPEMENT DES SÉDIMENTS ENVASÉS DU CIRCALITTORAL CÔTIER (symbole ▽)

L'Analyse des Correspondances isole (groupe 3 de la figure 12) tous les sédiments envasés de l'infralittoral et du circalittoral côtier tandis que l'Analyse de Gradient rassemble les récoltes sur sables vaseux, vases sableuses et vases circalittorales (groupe 3 de la figure 9). Dans ce dernier groupe, les prélèvements 23, 74, 103, 122, 133, 134 appartiennent au circalittoral du large et leur faune présente une affinité pour le détritique organogène; elles seront écartées comme le fait l'Analyse des Correspondances. En associant ainsi les résultats des deux méthodes on obtient un peuplement des sédiments envasés du circalittoral côtier dont font partie les récoltes : 7, 21, 22, 30, 33, 42, 43, 44, 52, 53, 54, 112, 128, 139, 142, 143.

3.3.4. PEUPEMENT DES VASES SABLEUSES ET VASES DU CIRCALITTORAL DU LARGE (symbole ▼)

Ce peuplement est défini ainsi par commodité car il comprend aussi quelques récoltes du circalittoral côtier. Il correspond exactement à une grande

forme forte de l'Analyse de Gradient (groupe 5). Les prélèvements font partie du groupe 5 de l'Analyse des Correspondances mais aussi du groupe 3 pour ceux qui se situent dans la frange profonde du circalittoral côtier. Composent ce peuplement les récoltes : 8, 9, 13, 14, 15, 31, 32, 34, 45, 55, 56, 66, 75, 76, 113, 114, 132, 144, 145.

3.3.5. PEUPEMENT DES SABLES VASEUX DU CIRCALITTORAL DU LARGE (symbole □)

Les prélèvements qui définissent cette taxocénose forment la base des groupes 4 (détritique organogène envasé) de l'une et l'autre analyse (fig. 9 et 12). Les Correspondances, privilégiant le facteur climatique, font entrer dans le groupe des sables contaminés parmi les plus proionds; ils seront écartés, de même que les prélèvements de la marge externe et du bathylittoral associés au groupe 4 de l'Analyse de Gradient. Le peuplement comprend ainsi les récoltes : 23, 24, 25, 65, 74, 84, 85, 86, 93, 94, 95, 96, 102, 103, 105, 115, 122, 123, 124, 125, 133, 134, 135, 136, 140, 141.

3.3.6. PEUPEMENT DES VASES SABLEUSES ET VASES DU BATHYLITTORAL (symbole ■)

Ce peuplement est bien individualisé dans les deux analyses, notamment l'Analyse de Gradient (groupe 5). Après hésitation on a ajouté les prélèvements 87 et 104, placés par l'Analyse de Gradient dans le détritique organogène mais exclus de ce groupe dans l'Analyse des Correspondances. Le peuplement comprend ainsi les relevés des dragages : 16, 35, 36, 46, 47, 57, 67, 77, 87, 104, 106.

3.3.7. PEUPEMENT DE LA MARGE EXTERNE (symbole ◇)

L'Analyse des Correspondances met parfaitement en évidence ce peuplement (groupe 6), tout à fait occulté par l'Analyse de Gradient, faute de données suffisantes sur le milieu sédimentaire des stations à 200 m. Les prélèvements intéressés sont donc : 10, 17, 26, 37, 48, 58, 59, 68, 78, 88, 97, 106, 117, 126.

La comparaison des résultats portant sur les assemblages d'espèces et les peuplements fait ressortir des convergences mais aussi des divergences sensibles. Là où les coupures sont nettes, on aboutit à des conclusions analogues : dans les sables (avec une subdivision pour les espèces), les sables vaseux de l'infralittoral et les stations de la marge externe. Dans le cas des autres types de fonds, l'analyse privilégie, pour les espèces, les coupures édaphiques, et, pour les prélèvements, les coupures climatiques.

4. CARACTÈRES DES PEUPELEMENTS

4.1. Caractères externes, les biotopes

4.1.1. PEUPELEMENT 1

Le biotope correspond à tous les sables rencontrés, de très fins à moyens, bien classés, parfois envasés (jusqu'à 11 % de lutites, moyenne 3 %); il se situe exactement dans les étages infralittoral et circalittoral côtier. C'est, de ce fait, un milieu varié, voire hétérogène, comprenant des sédiments qui, à 10-15 m, peuvent être remués sous l'action de fortes houles, s'apparentant ainsi aux sables dunaires, jusqu'aux sables qui, à 50 m de profondeur, constituent un milieu tout à fait stable. Il convient de rappeler aussi (INTÈS et LE LÆUFF, 1984) que l'infralittoral est caractérisé par de fortes variations saisonnières de l'hydroclimat : écarts de température de 12 à 14 °C, de salinité supérieurs à 2 ‰, de teneur en oxygène dissous de 4 ml/l à 0,5 ml/l. Le circalittoral côtier tend, par rapport au précédent étage, à un amenuisement des variations saisonnières (8 à 11 °C par exemple pour la température) alors que les variations à courte période (rythme des marées) sont plus intenses (régulièrement 1 à 2 °C d'écart thermique, et jusqu'à 5 °C).

Dans cet ensemble la faune d'annélides apparaît suffisamment homogène pour ne pas être subdivisée malgré une dispersion assez forte des valeurs faunistiques (fig. 6 et 7).

4.1.2. PEUPELEMENT 2

Les fonds qui abritent la faune relevant de ce peuplement sont des sables vaseux (6 à 33 % de lutites, moyenne 20 %) situés à de faibles profondeurs (10 à 25 m), ce qui fait appartenir le biotope à l'infralittoral. La plupart des récoltes se placent à proximité de l'embouchure des fleuves.

On remarquera que, par les valeurs faunistiques des prélèvements qui le définissent, le peuplement va se placer dans le circalittoral côtier (fig. 6). Ce phénomène s'explique une fois de plus par la présence de polychètes ubiquistes, vasicoles tolérantes en grande majorité (INTÈS et LE LÆUFF, 1986) dont le préférendum écologique vis-à-vis de la profondeur se situe en fait bien plus bas.

4.1.3. PEUPELEMENT 3

Ce peuplement est associé aux sédiments les plus vaseux (35 à 95 % de lutites, moyenne 52,6 %) du circalittoral côtier (stations de récolte entre 30 et 50 m). Le contenu faunistique maintient ce peuplement dans le circalittoral côtier en le concentrant

toutefois vers la frange profonde (fig. 6). La plupart des stations se placent à l'est du « Trou-sans-Fond », sur les dépôts alluvionnaires du fleuve Comoe, c'est-à-dire dans une zone qui coïncide précisément avec l'un des grands fonds à *Penaeus* de Côte d'Ivoire, dit de Grand Bassam (GARCIA, 1977). Les prélèvements 21, 22, 139, 142, 143 proviennent de l'ouest, mais du même type de fond, et appartiennent au biotope occupé par un autre stock de pénéides de Côte d'Ivoire, celui de Sassandra-San Pedro.

4.1.4. PEUPELEMENT 4

Le biotope correspondant à ce peuplement est peu différent du précédent. Les substrats vont des vases très sableuses aux vases (28 à 96 % de lutites), avec cependant un envasement moyen plus grand (71,9 % de lutites), la plupart sur des fonds de 50 m, à 80 m, donc dans le circalittoral du large; certains se situent cependant à 30, 35 et 40 m. Cette unité de peuplement n'est pas entièrement satisfaisante et sa définition comporte un certain arbitraire; les deux types d'analyses (Gradient et Correspondances) ne concordent pas parfaitement sur ce point, ce qui traduit la difficulté de tracer des limites.

Les valeurs faunistiques placent nettement ce peuplement dans le circalittoral du large. Au plan climatique, cet étage se distingue du circalittoral côtier par un affaiblissement des écarts saisonniers qui restent cependant notables (de l'ordre de 7 °C en température) et par un renforcement des variations à courtes périodes; habituellement de 2 à 4 °C elles peuvent atteindre 7 °C (INTÈS et LE LÆUFF, 1984); ce phénomène est dû aux pulsations thermiques particulièrement fortes à la base de la thermocline, liées aux ondes de plateau forcées par la marée (PICAUT, 1984).

4.1.5. PEUPELEMENT 5

Ce peuplement est rencontré dans toutes les stations de détritique organogène envasé mais pas uniquement, puisque les taux de calcaire varient de 6,4 à 41 % (moyenne 17,9 %); l'unité du biotope tient au moins autant à la teneur médiocre en éléments fins (14 à 35 %). Si les profondeurs s'étagent de 50 à 100 m, les valeurs faunistiques concentrent les récoltes dans le circalittoral du large. Enfin, il est remarquable de constater que toutes les stations se placent à l'ouest du Trou-sans-Fond.

La station 115 constitue toutefois une exception car elle est située sur la grande vaseuse de la Comoe (80 m, 98 % de lutites, 7 % de carbonate), c'est-à-dire dans un milieu tout à fait différent. Force est cependant de constater que la faune annélienne qui y a été collectée n'est pas franchement vasicole :

sur les 9 espèces, seules en effet *P. modesta* (59) et à un moindre degré *D. filum* (121) appartiennent à cette catégorie, tandis que *L. yhleni* (35), *L. cirrata* (127) et *N. latericeus* (169), espèce dominante de la récolte, recherchent les fonds hétérogènes.

4.1.6. PEUPLEMENT 6

Ce peuplement est installé sur les vases sableuses et vases (41 à 98 % de lutites, moyenne 75,7 %) du bord du plateau continental (70 à 100 m), donc dans l'étage bathyllittoral. Cet étage se caractérise par des variations saisonnières très atténuées (moins de 3 °C d'écart thermique), de même que celles de période brève (1 °C de température au maximum).

4.1.7. PEUPLEMENT 7

Dès le sommet de la pente continentale et même au niveau de la rupture, l'influence de l'étage bathyal se fait sentir avec l'apparition de nouvelles espèces. Davantage que la nature du sédiment c'est probablement la modification de la topographie (particulièrement tourmentée sur le talus de Côte d'Ivoire) qui détermine ce changement. La marge externe est, par ailleurs, d'une grande stabilité hydroclimatique.

4.2. Caractères internes

4.2.1. LES ESPÈCES CARACTÉRISTIQUES

La simple présence de certaines espèces dans un prélèvement peut permettre de repérer, avec une bonne probabilité, un peuplement et le biotope qui l'abrite. On parlera d'espèces caractéristiques. En général, pour définir ces espèces caractéristiques, le chercheur fait plutôt appel à son expérience de terrain qu'à une analyse statistique rigoureuse.

Un test, dit de l'écart-réduit, a été proposé par BONNET (1964) et utilisé ensuite, entre autres, par LÉVÊQUE (1972) et DEJOUX (1976) en milieu lacustre. Ce test compare les présences-absences observées des espèces dans les unités cénotiques à celles qui découleraient d'une répartition au hasard. L'utilisation d'une telle méthode suppose une distribution normale des organismes, ce qui est rarement le cas; on se trouve le plus souvent, et ici en particulier, en face de distributions binomiales négatives.

Un des intérêts de la méthode est de considérer aussi bien la présence (affinité) que l'absence (évitement). Cette idée sera reprise ici; on comparera, au moyen d'un test χ^2 , la distribution observée des présences et des absences dans les biotopes, tels qu'ils ont été définis, comme un ensemble de stations

TABLEAU IV

Glycera unicornis, présences-absences observées et attendues dans les différents biotopes. *Glycera unicornis*, observed and expected presence-absence figures in the different biotopes

Biotopes	B1	B2	B3	B4	B5	B6 et B7
Présences observées	7	2	14	10	6	39
Présences attendues	12.5	3.2	4.3	7.0	5.1	6.8
Absences observées	39	10	2	16	13	105
Absences attendues	33.5	8.8	11.7	19.0	13.9	18.2

dont la faune présente des caractères distinctifs, à la distribution attendue (telle que les occurrences des espèces ne doivent dépendre que du nombre de stations classées dans chaque biotope). On donnera dans le tableau IV, l'exemple de *G. unicornis* (80).

On trouve $\chi^2 = 45,5$. Avec 5 degrés de liberté la table des χ^2 donne, pour 99,9 % de confiance, une valeur de 20,5; ce qui permet de conclure que la répartition de *G. unicornis* n'est absolument pas indépendante des biotopes et autorise à pousser plus loin l'analyse en comparant les résultats dans les deux biotopes où l'espèce se rencontre le plus fréquemment, soit B3 (87,5 % de présence) et B4 (38,5 %). On obtient $\chi^2 = 9,9$, valeur significative à 1 % pour 1 degré de liberté; *G. unicornis* fréquente donc plus volontiers le biotope 3.

L'emploi du χ^2 impose cependant quelques contraintes qui obligent à écarter du test les espèces les moins communes.

Dans de très nombreux cas, l'analyse met en évidence l'influence du milieu sur la répartition des espèces, mais est incapable de privilégier un biotope d'élection. On est ainsi conduit à donner, pour chacun des peuplements, un classement des espèces selon leur plus ou moins grande dépendance vis-à-vis des biotopes qui correspondent à ces peuplements. On distinguera :

— des espèces *exclusives* récoltées uniquement dans un biotope selon la même définition que PRENANT (1927), PICARD (1965), GLÉMAREC (1969), GUILLE et SOYER (1974),

— des espèces *électives*, terme déjà proposé par PRENANT (1927) et repris par SOYER (1970), pour lesquelles le test statistique dégage une affinité significative à l'égard d'un biotope; c'est le cas de *G. unicornis*,

— des espèces *préférantes* (PRENANT, 1927; GUILLE, 1970), à répartition hétérogène selon le test mais qui, malgré un pourcentage d'occurrence supérieur dans

TABLEAU V

Espèces exclusives, électives et préférantes des différents biotopes. *Exclusive, elective and preferent species of the different biotopes*

	Peuplement 1 Sables très fins à moyens bien classés	Peuplement 2 Sables vaseux de l'infralittoral	Peuplement 3 Sédiments envasés du circalittoral côtier	Peuplement 4 Vases sableuses et vases du circalittoral du large	Peuplement 5 Sables vaseux du circalittoral du large	Peuplement 6 Vases sableuses et vases du bathylittoral	Peuplement 7 Marge externe
espèces exclusives	N. cirrosa S. opalinum T. dendrolepis O. kirkegaardi G. africana	P. terricola	A. oxycephala S. multioculata		P. tropica		N. saeva A. crinita
espèces électives	S. zonata G. tessellata A. intermedia	E. parvecarunculata	G. unicornis T. multibranchis S. arauger	P. socialis	H. antilopis P. oerstedii L. yhleni H. fauveli O. quadricuspid C. setosa C. capensis P. cristata P. grubei	E. incisa O. amoureuxi	P. trionyx G. rouxii R. agassizii O. bihanica
espèces préférantes	T. vazensis O. eremita M. papillicornis D. africana	Grubeulepis sp. L. maculata(Loandalia) N. lyrochaeta D. neapolitana P. swakopiana A. accraensis	N. lamellosa G. multidentata E. hupferiana O. conchylega A. foetida S. chevalieri S. madagascariensis A. atlantideus S. scutata P. scutigeroïdes I. pulchella I. whydahensis J. elegans	P. bicolor P. modesta D. filum P. pinnata D. orissae M. decorata M. glebifex	S. boa E. rullieri P. madeirensis P. paradoxa N. inermis G. nordmanni E. vittata N. unicornis L. heteropoda A. iricolor L. cirrata T. marioni S. inflatum D. caducus C. palermitana M. sarsi O. fusiformis B. villosa A. gunneri L. vanelli T. stroeai	C. venusta M. kinbergi C. gracilis	L. brunnea E. kinbergi N. hombergii G. congoensis L. latreillei M. cincta T. dorsobranchialis N. latericeus A. kerguelensis

un biotope, ne peuvent le caractériser au sens statistique.

Le tableau V est construit sur la base de ces définitions, compte tenu des résultats du test statistique.

Tous les biotopes sont caractérisés par au moins une espèce élective. Comme il fallait s'y attendre, les sables et les stations de la marge externe sont particulièrement bien mis en évidence par leur contenu faunistique. C'est également le cas du détritique organogène envasé (biotope 5) et des sédiments vaseux du circalittoral côtier. En revanche, les biotopes 6 et surtout 4 sont les plus mal définis.

On a déjà été amené à discuter de la distinction entre biotopes 3 et 4. La seule espèce élective du biotope 4, *P. socialis* (151) est, de plus, très particulière; cette polychète se présente le plus souvent dans les dragages sous la forme d'amas de tubes fins et translucides et comporte des effectifs très importants par rapport aux autres espèces. On peut avoir affaire, dans ces conditions, à un faciès.

Il n'est pas aisé d'établir des correspondances entre la composition faunistique des peuplements telle qu'elle ressort de ce tableau et les assemblages d'espèces. Comme on l'a déjà noté plus haut, le facteur climatique s'impose comme le plus important dans la détermination des peuplements tandis que les assemblages sont plutôt sous la dépendance des facteurs édaphiques (sédiment). De plus, le test statistique s'est appuyé sur la notion de présence-absence tandis que les traitements précédents ont utilisé la distribution des effectifs.

Il convient, plutôt que d'opposer les deux approches, de les considérer comme des éclairages distincts portés sur un même écosystème, qui permettent chacun d'appréhender une petite part d'une réalité complexe.

4.2.2. EFFECTIFS, NOMBRE D'ESPÈCES, DIVERSITÉ, RÉGULARITÉ

Les moyennes et écarts-types de ces différents descripteurs ont été calculés pour chacun des peuplements et consignés dans le tableau VI. La diversité H est donnée par la formule de SHANNON; la régularité $R = \frac{H}{\log_2 n}$, n étant le nombre d'espèces du prélèvement.

On constate d'abord une grande analogie des peuplements 1 (sur sables) et 2 (sur sables vaseux). Le nombre d'espèces et les effectifs sont faibles, la diversité moyenne, la régularité élevée.

Les peuplements 3 et 5, qui correspondent à des fonds modérément vaseux, doivent être également rapprochés; tous les descripteurs prennent de fortes valeurs (dans le contexte de l'étude), qui témoignent de l'affinité du taxon, déjà relevée, pour ce type de substrats.

TABLEAU VI

Moyennes et écart-types (chiffres entre parenthèses) du nombre d'espèces, des effectifs, de la diversité et de la régularité dans les sept peuplements décrits. *Mean and standard deviation (figures in brackets) of the species number, specimens number, diversity and evenness in the seven described cenotic units*

Peuplements	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7
Nombre d'espèces	11.3 (6.4)	11.3 (6.5)	22.4 (12.4)	17.3 (7.6)	29.6 (12.7)	10.2 (6.1)	16.8 (10.6)
Effectifs	27.3 (23.0)	28.8 (20.8)	90.9 (109.2)	171.2 (258.1)	89.4 (61.6)	18.6 (14.6)	41.6 (28.6)
Diversité	2.913 (0.744)	2.960 (0.797)	3.677 (0.780)	2.511 (1.036)	4.165 (0.524)	2.870 (0.854)	3.298 (1.083)
Régularité	0.869 (0.114)	0.873 (0.060)	0.878 (0.078)	0.536 (0.274)	0.884 (0.071)	0.940 (0.045)	0.873 (0.145)

Le peuplement 4, proche du 3 par sa composition faunistique, montre une diminution sensible du nombre d'espèces, de la diversité et de la régularité tandis que les effectifs augmentent sensiblement. Ce peut être encore l'indice de l'existence d'un faciès à *P. socialis*. De tels fonds ont déjà été signalés, notamment au N-W de Madagascar (PLANTE et PLANTE-GUNY, 1971).

Les vases bathyllittorales (peuplement 6) se révèlent peu favorables aux polychètes; le nombre d'espèces et les effectifs diminuent, ce qui conduit à une diversité moyenne et une régularité très élevée.

Enfin, la marge externe apparaît plus riche et diversifiée que le précédent milieu et même que les biotopes sableux plus côtiers, sans atteindre cependant les niveaux observés sur vases sableuses et très sableuses du circalittoral.

5. DISCUSSION

Il apparaît prématuré et hasardeux, disposant de données sur la faune annélide seule, de tenter d'établir un parallèle entre les unités de peuplement qui viennent d'être décrites et les communautés benthiques connues d'autres régions. Tout au plus peut-on, sans trop de risque, tenter de comparer ces résultats aux connaissances précédemment acquises dans le golfe de Guinée.

En Côte d'Ivoire d'abord, LE LœUFF et INTÈS (1968, 1969), étudiant la macrofaune benthique de grande taille capturée au chalut, définissent, essentiellement à partir de la répartition bathymétrique des espèces, quatre unités faunistiques: la faune côtière, la faune subcôtière, la faune de bordure du plateau, la faune du talus, qui coïncident en fait avec le système d'étagement.

La faune côtière correspond aux peuplements 1 et 2 de l'infralittoral. La faune subcôtière comprend les peuplements du circalittoral : 3, 4 et 5 ; la faune de bordure coïncide avec le peuplement 6 des vases bathylittorales et la faune du talus avec le peuplement 7 de la marge externe. On conçoit qu'il était difficile d'aboutir à une définition détaillée des unités cénotiques en s'intéressant à des invertébrés dont beaucoup sont vagiles et peu sensibles à la nature du substrat ; mais l'important est qu'il n'apparaisse pas de contradiction entre les deux études.

COLLIGNON (1957-1960) a mené des recherches sur les fonds meubles de la baie de Pointe Noire au Congo. Malheureusement, seuls les mollusques et les échinodermes ont été pris en considération. Il n'y a donc aucun repère qui autorise une discussion, d'autant que le milieu, une baie abritée peu profonde, est assez différent d'un plateau continental ouvert aux influences océaniques comme celui de Côte d'Ivoire. On va retrouver, en revanche, des conditions voisines en Sierra Leone, Gambie et surtout au Ghana, régions étudiées respectivement par LONGHURST (1958) et BUCHANAN (1958).

Parmi les communautés citées par LONGHURST, plusieurs peuvent être comparées aux taxocénoses annéliennes de Côte d'Ivoire.

— La « *Venus community* » appelée ainsi, bien que les *Venus* ne s'y trouvent pas en grande abondance, par analogie avec les communautés d'Europe du nord-est décrites par de nombreux auteurs après PETERSEN (1913), est établie sur sables et sables vaseux. Il s'agit surtout de sables fins, souvent coquilliers. L'auteur ne signale que peu de polychètes sur ces fonds sinon *T. dendrolepis* (31) et *Sthenelais limicola* qui a souvent été confondu avec *S. zonata* (34) dans le golfe de Guinée (INTÈS et LE LÈUFF, 1975). Cette communauté recouvre probablement les peuplements 1 et 2 de Côte d'Ivoire.

— L'« *Amphioplus community* » que LONGHURST rapproche des communautés à *Amphiura* d'Europe, couvre tous les fonds vaseux circalittoraux ; elle pénétrerait même les estuaires en subissant quelques modifications et surtout un appauvrissement de sa composition faunistique. Parmi les annélides signalés il faut citer *M. sarsi* (188), *S. scutata* (190), *O. fusiiformis* (191), *D. neapolitana* (99), *S. scutigeroides* (199), *L. impatiens* (111), *A. accraensis* (222), *P. bicolor* (26), *S. boa* (33), *D. caducus* (172), ce qui amène à rattacher à cette grande unité cénotique les peuplements 3, 4, voire 5, mis en évidence en Côte d'Ivoire.

— La « *deep shelf community* » s'étend, selon LONGHURST, de 80 à 250 m (limite de sa prospection). Elle intéresserait les étages du bathylittoral et de la marge externe, donc les peuplements 6 et 7. Malheureusement, LONGHURST ne cite que deux poly-

chètes : *Eunice floridana* et *Hyalinoecia tubicola*. Seule la seconde a été collectée en Côte d'Ivoire, mais hors du cadre de ce travail, au chalut à perche et à la drague à coquilles, à 70 et 80 m, ce qui ne contredit pas l'observation de LONGHURST.

BUCHANAN a décrit ses communautés d'après la nature du sédiment. Il distingue ainsi au large d'Accra cinq biotopes dont trois présentent des analogies avec ceux rencontrés en Côte d'Ivoire.

— L'« *inshore fine sand community* » intéresse des sables fins et très fins bien classés de l'infralittoral. De nombreux annélides sont signalés par BUCHANAN dans ce milieu, dont beaucoup récoltés en Côte d'Ivoire. Malheureusement, tous sont plus ou moins ubiquistes ou tolérants. Il n'est cependant pas douteux qu'il faille rapprocher ce biotope de celui abritant le peuplement 1, qui couvre cependant un plus large spectre granulométrique et bathymétrique.

— La « *sandy-silt community* » fait suite au précédent biotope. La différence la plus notable entre les fonds du Ghana et de Côte d'Ivoire tient à la place plus grande, au Ghana, des éléments grossiers organogènes dans le sédiment. Ainsi, les substrats de cette « *sandy-silt community* », qui est installée dans l'infralittoral et le circalittoral côtier, ont une teneur en carbonate comprise entre 19 et 23 %, c'est-à-dire comparable à ce qui n'est rencontré en Côte d'Ivoire qu'au delà de l'isobathe 50 m (circalittoral du large). Dans la liste faunistique fournie par BUCHANAN figurent *S. scutata* (190), *E. parvecarunculata* (44), *D. neapolitana* (99), espèces préférantes ou électives des peuplements 2 et 3 qui sont à rapprocher de cette communauté.

— La « *silty-sand community* » est installée sur des fonds où la fraction grossière organogène est comprise entre 29,7 et 50,2 %. Il s'agit donc d'un sédiment plus hétérogène et plus grossier que celui qui caractérise le biotope du peuplement 5. Cette « *silty-sand community* », localisée par BUCHANAN entre 35 et 45 m, a certainement quelques affinités avec ce peuplement 5 ; mais, parmi les polychètes citées : *M. sarsi* (188), *S. madagascariensis* (157) et *P. bipennata* (220), seule la première marque une véritable préférence pour les fonds hétérogènes. Les deux biotopes qui n'ont pas d'équivalent dans cette étude sont la « *transition zone* », très littorale et donc très agitée, quasi-inaccessible sur la côte ivoirienne, et l'« *offshore coarse sand community* » sur sable grossier organogène envasé du circalittoral où l'on retrouve cependant *O. eremita* (106).

Il reste maintenant à élargir à toute la faune benthique les connaissances acquises sur le taxon des annélides polychètes, en appliquant les méthodes d'analyse mises au point dans l'étude du groupe.

Manuscrit accepté par le Comité de Rédaction le 15 janvier 1987 et reçu au Secrétariat des Editions le 20 mars 1987.

BIBLIOGRAPHIE

- BENZECRI (J. P.) *et al.*, 1973. — L'analyse des données. Tome I — La taxinomie, 615 p. Tome II — L'analyse des correspondances, 619 p., Paris, Dunod.
- BINET (D.), 1978. — Analyse globale des populations de copépodes pélagiques du plateau continental ivoirien. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 16 (1) : 19-62.
- BONNET (L.), 1964. — Le peuplement thécamoebien des sols. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, 1 (2) : 123-408.
- BUCHANAN (J. B.), 1958. — The bottom fauna communities across the continental shelf off Accra, Ghana (Gold Coast). *J. Afr. Zool.*, 130 (1) : 1-56.
- CHARDY (P.), GLÉMAREC (M.) et LAUREC (A.), 1976. — Application of inertia methods to benthic marine ecology : Practical implications of the basic options. *Estuar. and Coast. Mar. Sci.*, 4 : 179-205.
- 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*, 22 (2) : 411-464.
- DEJOUX (C.), 1976. — Synécologie des chironomides du lac Tchad (Diptères Nématocères). *Trav. Doc. ORSTOM*, 56, 162 p.
- DIDAY (E.), 1971. — Une nouvelle méthode en classification automatique et reconnaissance des formes. *Rev. Stat. Appl.*, 19 (2) : 19-33.
- FRONTIER (S.), 1983. — Stratégies d'échantillonnage en écologie. *PUL Québec et Masson édil.*, 494 p.
- GARCIA (S.), 1977. — Biologie et dynamique des populations de crevettes roses (*Penaeus duorarum notialis* Perez-Farfante, 1967) en Côte d'Ivoire. *Trav. Doc. ORSTOM*, 79, 271 p.
- GLÉMAREC (M.), 1969. — Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. Thèse doctorat. Univ. Pierre et Marie Curie, Paris, 167 p.
- GUILLE (A.), 1970. — Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II — Les communautés de la macrofaune. *Vie et Milieu*, 21 (1B) : 149-280.
- GUILLE (A.) et PONGE (F.), 1975. — Application de l'Analyse des Correspondances à l'étude des peuplements benthiques de la côte catalane française. *Ann. Inst. Océanogr.*, 51 (2) : 223-235.
- GUILLE (A.) et SOYER (J.), 1974. — Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. VIII — Macrofaune et méiofaune. Rapports quantitatifs et biocénologiques. *Vie et Milieu, B. Océanogr.* 24 (2) : 301-320.
- INTÈS (A.), 1980. — Les annélides polychètes du golfe de Guinée central. Systématique, écologie, zoogéographie. Thèse doctorat Univ. Bretagne Occidentale, Brest, 264 p.
- INTÈS (A.) et LE LÈUFF (P.), 1975. — Les annélides polychètes de Côte d'Ivoire. I — Polychètes errantes, compte rendu systématique. *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.*, 13 (4) : 267-321.
- INTÈS (A.) et LE LÈUFF (P.), 1977. — Les annélides polychètes de Côte d'Ivoire. II — Polychètes sédentaires, compte rendu systématique. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 15 (3) : 215-249.
- INTÈS (A.) et LE LÈUFF (P.), 1984. — Les annélides polychètes de Côte d'Ivoire. III — Relations faune-conditions climatiques. Unités régionales faunistico-climatiques dans le golfe de Guinée. *Océanogr. trop.* 19 (1) : 3-24.
- INTÈS (A.) et LE LÈUFF (P.), 1986. — Les annélides polychètes de Côte d'Ivoire. IV — Relations faune-sédiments. *Océanogr. trop.*, 21 (1) : 53-88.
- LE LÈUFF (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. centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 25, 110 p.
- LE LÈUFF (P.) et INTÈS (A.), 1969. — Premières observations sur la faune benthique du plateau continental de Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 7 (4) : 61-66.
- LE LÈUFF (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 IOF, Nantes, fév. 1979*, 2 p.
- LÈVÈQUE (C.), 1972. — Mollusques benthiques du lac Tchad : Écologie, production et bilans énergétiques. Thèse doctorat, Univ. Pierre et Marie Curie, Paris, 225 p.
- LONGHURST (A. R.), 1958. — An ecological survey of the west african marine benthos. *Fish. Pubs Col. Office, London*, 2 : 1-101.
- PICARD (J.), 1965. — Recherches sur les biocénoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise. Thèse doctorat Univ. Aix-Marseille, 160 p.
- PICAUT (J.), 1984. — On the dynamics of thermal variations in the gulf of Guinea. *Océanogr. trop.*, 19 (2) : 127-153.
- PLANTE (R.) et PLANTE-CUNY (M. R.), 1971. — Premiers résultats de l'étude des populations du macrobenthos et des diatomées benthiques dans une baie en milieu tropical (Madagascar). *Ann. Univ. Madagascar*, 8 : 245-253.
- PRENANT (M.), 1927. — Notes éthologiques sur la faune marine des environs de Roscoff. II — Spongiaires, Tuniciers, Anthozoaires. Associations de la faune fixée. *Trav. Sta. Biol. Roscoff*, 6 : 3-58.
- SOYER (J.), 1970. — Le méiobenthos du plateau continental de la côte des Albères. Copépodes Harpacticoïdes. Thèse doctorat Univ. Pierre et Marie Curie, Paris, 341 p.
- WHITTAKER (R. H.), 1957. — Recent evolution of ecological concepts in relation to the eastern forests of north America. *Am. J. Bot.*, 44 : 197-206.
- WHITTAKER (R. H.), 1967. — Gradient analysis of vegetation. *Biol. Rev.*, 42 : 207-264.