

Les annélides polychètes de Côte d'Ivoire

III. — Relation faune-conditions climatiques. Unités régionales faunistico-climatiques dans le golfe de Guinée

André INTES (1) et Pierre LE LÉUEFF (2)

RÉSUMÉ

La répartition climatique des annélides polychètes de l'Atlantique oriental tropical est abordée en relation avec la bathymétrie et la position en latitude. L'analyse de la répartition bathymétrique met en évidence un système de cinq zones climatiques sur le plateau continental ivoirien, comparable au système d'étagement défini pour d'autres régions (Europe notamment). Les unités climatiques sont caractérisées, outre leur composition faunistique, par le régime hydrologique régional; ce sont :

— L'étage infralittoral : *il subit de fortes variations saisonnières des paramètres induites par un régime de remontées d'eaux froides; les espèces présentes sont préférantes d'un environnement tropical chaud, éventuellement dessalé, mais elles manifestent des réactions d'acclimatation aux écarts enregistrés.*

— L'étage circalittoral côtier : *il est soumis, en saison chaude, aux pulsations bathymétriques de la thermocline, engendrées par les ondes internes; les variations saisonnières sont encore importantes et les écarts journaliers s'accroissent.*

(Les deux étages précités correspondent au domaine tropical sensu stricto du golfe de Guinée.)

— L'étage circalittoral du large : *il est sous l'influence de fluctuations de la thermocline plus fortes, liées à l'action des ondes internes; les variations journalières les plus importantes tendent à acquérir le même ordre de grandeur que les variations saisonnières.*

(Dans les deux étages du circalittoral, vivent les espèces les plus tolérantes, capables de conserver une balance énergétique positive malgré les variations climatiques subies, ce qui leur permet de se maintenir en position favorable dans la compétition interspécifique.)

— L'étage bathylittoral *montre une tendance à la stabilité des paramètres à toutes les périodes.*

— La marge externe *se caractérise par une stabilité hydrologique accrue. La limite avec l'étage précédent est essentiellement d'ordre topographique (rupture de pente).*

La répartition latitudinale des annélides montre des changements faunistiques importants que l'on peut mettre en relation avec la climatologie régionale et, notamment, l'apparition saisonnière des zones frontales. On distingue ainsi :

— Les régions d'alternance *(une dans chaque hémisphère) qui constituent des aires de transition avec les régions tropicales externes.*

— Les régions tropicales typiques, *où les masses d'eaux sont stratifiées, sans variations saisonnières notables.*

— Une région tropicale atypique, *au centre du golfe de Guinée, affectée de forts contrastes saisonniers.*

MOTS-CLÉS : Polychètes — Écologie — Tropical — Golfe de Guinée.

(1) Centre O.R.S.T.O.M., B.P. 529, Papeete, Tahiti, Polynésie française.

(2) Antenne O.R.S.T.O.M., Centre IFREMER de Nantes, B.P. 1049, 44037 Nantes Cedex.

ABSTRACT

POLYCHAETA OF IVORY COAST. III FAUNISTIC/CLIMATIC RELATIONSHIP.
REGIONAL UNITS IN THE GULF OF GUINEA

The climatic distribution of the polychaetous annelids collected in the eastern tropical Atlantic is studied in relation with the bathymetry and the latitudinal position. The analysis of the vertical distribution reveals, on the continental shelf of Ivory Coast, four climatic regions which can be compared to the European system. These units are characterized, beyond their associate fauna, by the regional hydrology.

— "Étage infralittoral": the upwelling conditions generate in this layer strong seasonal variations; the inhabiting species prefer a warm tropical environment, possibly low halin, but they show acclimation reactions to the recorded deviations.

— "Étage circalittoral côtier": during the warm season, the action of the internal waves induces bathymetric pulsations of the thermocline. The seasonal variations are still important and the daily deviations increase.

(Both these "étages" are included in the strictly tropical area.)

— "Étage circalittoral du large": it sustains stronger fluctuations of the thermocline inducing daily variations which tend to gain the same level than the seasonal ones.

(The two circalittoral "étages" are inhabited by the most tolerant species among the considered fauna, as they can keep a positive energetic balance despite the climatic variations; thus, they can maintain a favourable position in the interspecific competition.)

— "Étage bathylittoral": the temperature trends to stability on all periods, as it lays under the thermocline.

— "Marge externe": the stability prevails all the year long and the limit with the previous unit seems to be essentially topographic (break off).

The horizontal distribution of the annelids in the tropical eastern Atlantic shows faunistic cuts in relation with the regional hydroclimate, especially the seasonal settling of the frontal zones. Three kinds of units are thus defined:

— The alternance regions (one in each hemisphere) which represent transition areas with the external tropical zones.

— Two typical tropical areas where the water masses are stratified, with weak seasonal variations.

— One median atypical tropical area, in the center of the Guinea gulf, submitted to strong seasonal contrasts.

KEY WORDS : Polychaeta — Ecology — Tropical — Gulf of Guinea.

INTRODUCTION

Les travaux d'écologie les plus importants parus à ce jour sur la macrofaune benthique du golfe de Guinée sont ceux de BUCHANAN au Ghana (1958) et de LONGHURST en Sierra Leone et Gambie (1958). Ces deux études ont intéressé le plateau continental dans son ensemble alors que celles de COLLIGNON (1957, 1960), MARCHAL (1960), LAWSON (1955, 1956, 1957 a et b, 1966), POSTEL (1955), SOURIE (1954 a et b) et USCHAKOV (1970) ont été limitées à une frange plus ou moins littorale.

La composante annélide de la faune n'a jamais fait l'objet d'une analyse écologique particulière dans cette région alors que son importance relative et sa répartition écologique permettent de la considérer comme représentative de l'ensemble du macrobenthos. En effet, les polychètes représentent en moyenne dans les prélèvements, en Côte d'Ivoire, un tiers des espèces, aussi bien que des individus, qui occupent la plupart des niches écologiques des milieux sédimentaires en utilisant une très grande variété de comportements (régime alimentaire, mobilité, reproduction).

Dans ces conditions, il a paru intéressant de s'attacher à l'étude écologique d'un groupe bien connu à la suite des mises au point systématiques récentes (INTES et LE LŒUFF, 1975 et 1977), qui peuplent des biotopes sur lesquels l'on dispose de nombreuses données d'hydrologie et de sédimentologie, autorisant ainsi une analyse approfondie des relations faune-milieu.

Cet article représente ainsi le troisième volet de l'étude et a pour ambition de préciser la répartition des espèces en relation avec les caractères hydroclimatiques des eaux néritiques de Côte d'Ivoire d'une part et, plus généralement, ceux du domaine tropical de l'Atlantique oriental d'autre part.

ORIGINE DU MATÉRIEL

Le matériel a été réuni à la suite de campagnes du chalutier de recherches ivoirien « Reine Pokou » de 1966 à 1970. Les 106 prélèvements ont été réalisés à la drague (type CHARCOT de 60 × 27 cm d'ouverture), le long de radiales, à des immersions standard, sur tout le plateau continental et le haut du talus (10-15, 20, 25, 30, 35, 40, 50, 60, 80, 100, 200 m) entre

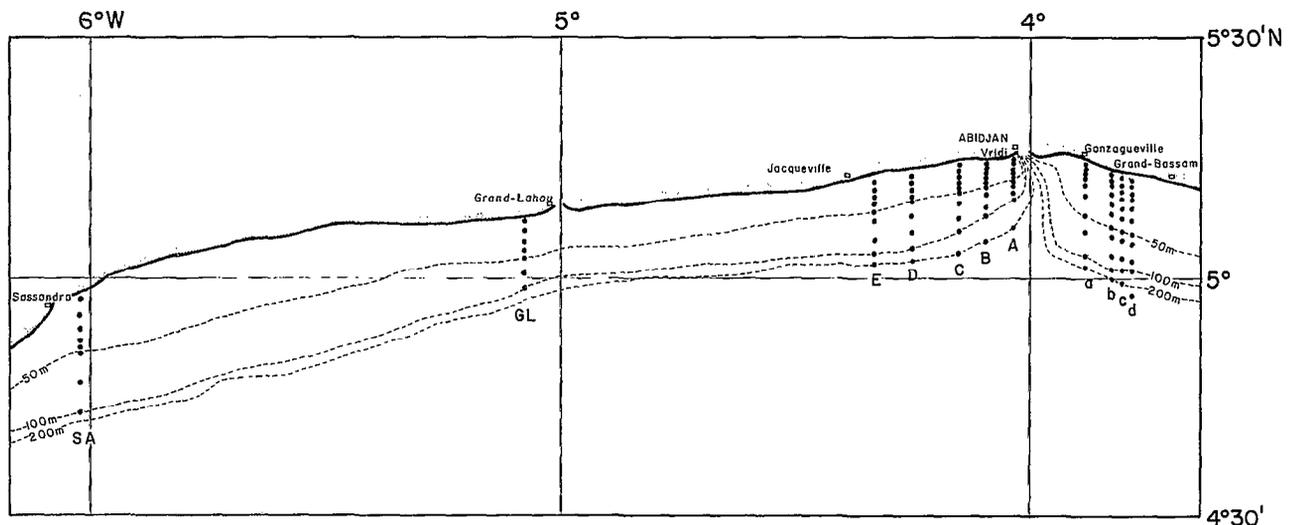


FIG. 1. — Position des stations de dragage sur le plateau continental de Côte d'Ivoire
Location of the dredged stations on the continental shelf off Ivory Coast

Grand Bassam à l'est et Sassandra à l'ouest (fig. 1). A chacune des stations les paramètres hydrologiques classiques ont été mesurés au niveau du fond (température, salinité, oxygène dissous). Il sera également fait mention dans le texte d'enregistrements en continu de température et de salinité obtenus en 1976 dans la zone d'étude, qui fournissent de précieuses et originales indications sur les variations de ces paramètres à toutes les échelles de temps (jour, mois, saison) d'un cycle annuel (COLIN, non publié, comm. pers.).

TRAITEMENT DES DONNÉES

La répartition des espèces et leurs relations avec le facteur de l'environnement considéré sont définies en faisant appel à une méthode directe d'« analyse de gradient » au sens de WHITTAKER (1957, 1967). Les espèces sont ordonnées le long du gradient du facteur selon leur « valeur centrale » (« score » chez WHITTAKER) :

$$C_{if} = \frac{\sum_j^p x_{ij} f_j}{\sum_j^p x_{ij}}$$

où C_{if} est la « valeur centrale » de l'espèce i pour le facteur f , x_{ij} l'effectif de l'espèce i dans le prélèvement j , f_j la valeur mesurée du facteur f dans le prélèvement j et p le nombre total de prélèvements (LE LÖUFF et INTES, 1979; INTES, 1980).

La valeur centrale ainsi obtenue représente le centre de la distribution de l'espèce pour le facteur envisagé, dans la région étudiée. Indépendante de l'abondance des individus et de la fréquence des

espèces, elle permet leur ordination sur l'échelle du facteur.

La représentation obtenue peut mettre en évidence, comme c'est ici le cas (fig. 2), l'existence de concentrations ou noyaux séparés par des discontinuités considérées comme des coupures faunistiques dans la répartition des espèces. On définit ainsi des *contingents* d'espèces situés dans les gammes de valeurs entre les coupures. Une espèce d'un contingent sera définie comme *stricte* si sa distribution sur l'échelle du facteur reste dans les limites du contingent; elle sera aussi dite *strictement inféodée* à ce contingent. Une espèce sera qualifiée de *tolérante* si sa distribution déborde des limites du contingent où elle est située, sans toutefois aller au-delà de celles du ou des contingents voisins. Enfin, une espèce sera dite *très tolérante* si sa distribution s'étend au-delà des limites du ou des contingents voisins. Cette méthode de classement des espèces selon leur réponse aux facteurs du milieu est extrêmement commode et ne laisse plus place à l'interprétation subjective.

Dans le cas qui nous intéresse, les volumes de sédiment récoltés à la drague ont été variables, ce qui a rendu nécessaire la pondération des effectifs, rapportés à 100 l. Le calcul de la valeur centrale n'est effectué que lorsque le couple effectif-mesure du paramètre est rencontré au moins trois fois pour les 106 relations considérées.

RÉSULTATS

La répartition bathymétrique des polychètes et leur répartition latitudinale dépendent essentiellement des conditions hydroclimatiques.

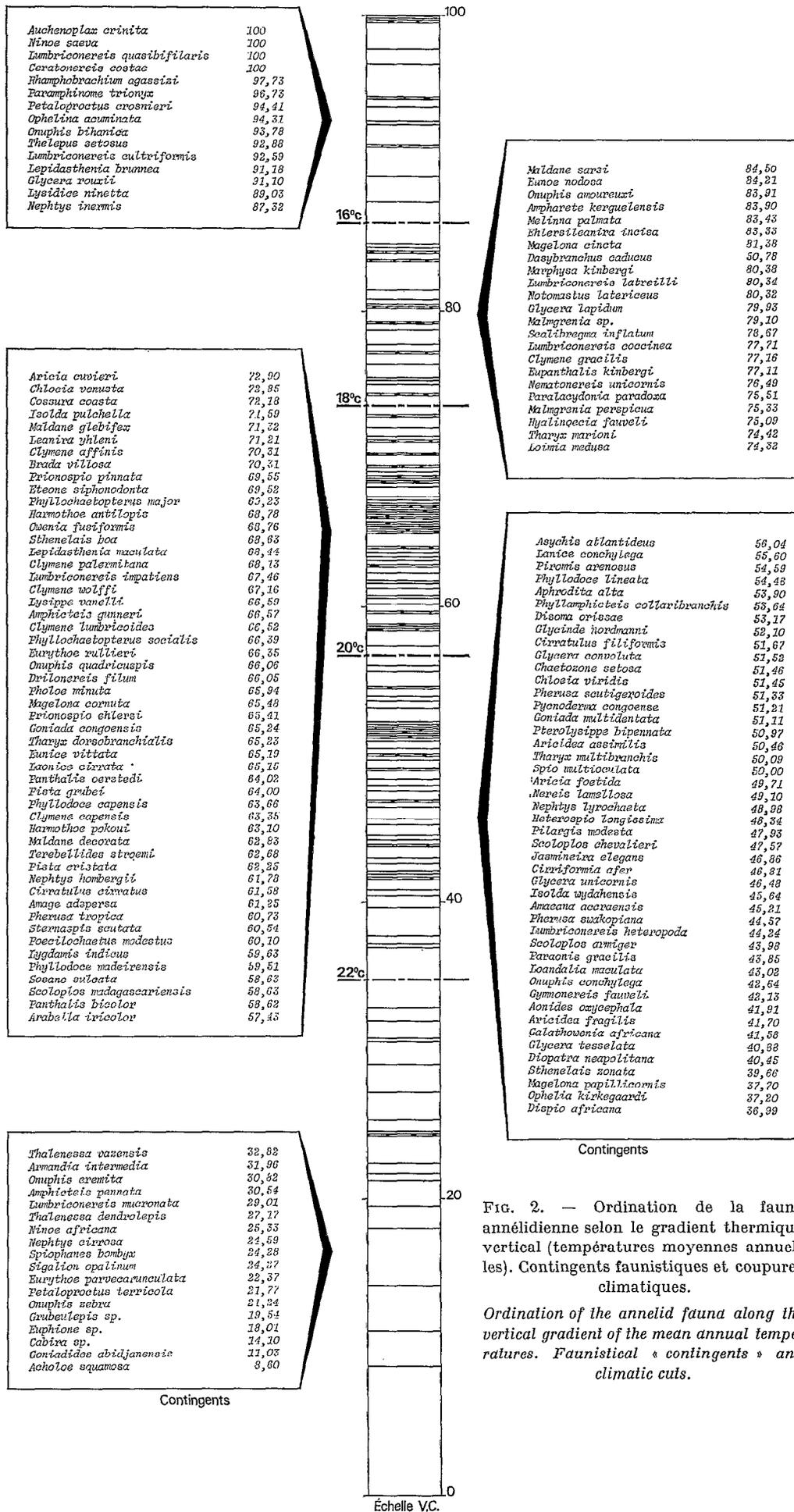


FIG. 2. — Ordination de la faune annélide selon le gradient thermique vertical (températures moyennes annuelles). Contingents faunistiques et coupures climatiques.

Ordination of the annelid fauna along the vertical gradient of the mean annual temperatures. Faunistic « contingents » and climatic cuts.

Répartition verticale

La répartition verticale de la faune annélide est étudiée à travers la réponse des espèces aux variations du facteur température, et accessoirement des facteurs salinité et teneur en oxygène. La stratégie d'échantillonnage choisie a conduit à resserrer les prélèvements aux faibles profondeurs de façon à obtenir une distribution régulière le long de l'échelle des températures moyennes relevées aux points de récolte. C'est une condition mathématique nécessaire à l'application de l'analyse des gradients. La température est, par ailleurs, réputée le meilleur

témoin des conditions hydroclimatiques, du moins dans la zone marine néritique de Côte d'Ivoire.

Les valeurs centrales calculées expriment les affinités thermiques de chaque espèce, dont la tolérance peut être appréciée par l'étalement de sa distribution sur le gradient du facteur température.

Pour plus de commodité, les valeurs du paramètre sont exprimées dans une échelle linéaire de 0 à 100 (1), où la valeur 0 représente la température moyenne en surface et la valeur 100 la température moyenne à 200 mètres. Le tableau I établit les correspondances entre les températures moyennes

TABLEAU I

Correspondance des températures moyennes annuelles avec l'échelle linéaire 0-100 utilisée dans le calcul des « valeurs centrales » et les profondeurs échantillonnées en Côte d'Ivoire

Correspondence between the mean annual temperatures, the scale used to compute the « Central values » and the sampled depths off Ivory Coast

Profondeurs échantillonnées	Température moyenne annuelle	Echelle
0	27	0
15	26	8,6
20	24,5	20,0
25	23,5	27,1
30	22,4	35,7
35	21,7	42,9
40	20,8	50,0
50	19,6	59,1
60	18,6	67,1
80	17,1	79,1
100	16	87,4
200	14,5	100

annuelles, la profondeur et les valeurs sur l'échelle adoptée.

Très peu d'espèces se distribuent sur l'ensemble de la gamme des températures, la grande majorité d'entre elles affichant une répartition thermique plus ou moins étroite, manifestant ainsi des degrés divers de tolérance.

L'ordination des « valeurs centrales » sur cette échelle (fig. 2) met en évidence des changements de faune aux valeurs moyennes 22, 20, 18, et 16 °C correspondant approximativement aux profondeurs 30, 50, 70 et 100 m. Ces coupures délimitent, sur le plateau, quatre contingents faunistiques d'impor-

tance très inégale; un cinquième rassemble les espèces du talus. Ces contingents correspondent sensiblement à des étages climatiques tels qu'ils peuvent être définis d'après la stratification des masses d'eau en saison chaude type (fig. 3). Chacun des étages possède un régime de variations hydrologiques saisonnières ou rapides qui lui est propre. On distinguera la succession suivante :

- Étage infralittoral.
- Étage circalittoral côtier.
- Étage circalittoral du large.
- Étage bathylittoral.
- Marge externe.

(1) Le principe adopté, d'une échelle graduée de 0 à 100, permet d'appliquer la méthode, et le programme informatique correspondant, à d'autres paramètres exprimés sous forme de taux (%).

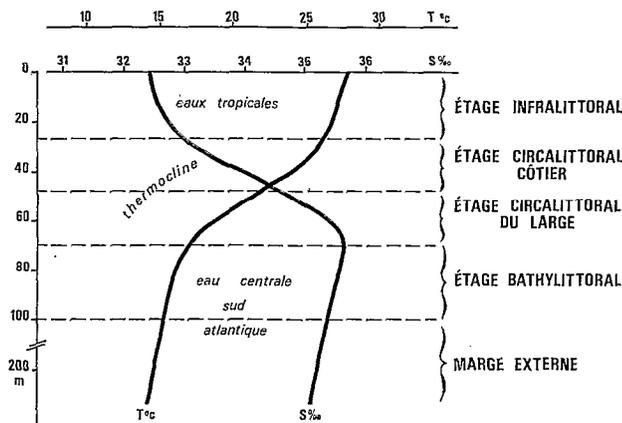


FIG. 3. — Évolution de la température et de la salinité en fonction de la profondeur en saison chaude type. Étagement théorique des masses d'eau et étages faunistiques en Côte d'Ivoire.

Temperature and salinity evolution according to the depth during the typical warm season. Theoretical stratification of the water masses and faunistical « étages » off Ivory Coast.

ÉTAGE INFRALITTORAL

Extension

L'étage infralittoral couvre la frange superficielle et côtière jusqu'aux fonds de 30 m environ et correspond à la région soumise à l'influence des « eaux tropicales » chaudes et relativement peu salées ainsi qu'aux remontées d'eaux froides saisonnières.

Caractères climatiques

Variations saisonnières

Les températures moyennes annuelles sont comprises entre 27 °C en surface et 22 °C à 30 m. Les variations saisonnières s'accroissent avec la profondeur (tabl. II). Les écarts thermiques atteignent 12 et parfois 14 °C, les écarts de salinité jusqu'à 2 ‰ à la marge inférieure de l'étage. La transparence est également éminemment variable, ainsi que la teneur en oxygène dissous; celle-ci, souvent supérieure à 4 ml/l, peut chuter jusqu'à des valeurs inférieures à 0,5 ml/l en fin de saison froide, lors de la dégradation du matériel organique accumulé à la suite d'une période de forte production planctonique (septembre-octobre).

Si la température n'excède jamais 30 °C, elle ne descend à 20 °C ou moins que quelques jours par an et se maintient supérieure à 24 °C environ 9 mois à 20 m; on observe ainsi deux périodes de stabilité

thermique relative en saisons chaudes (février-mai et novembre-décembre).

Variations à courte période (fig. 4).

Durant les saisons froides, instables, les écarts sont de 4 °C par 24 heures pour les plus brutales d'entre elles et atteignent 6 °C sur des intervalles de 15 jours. Ces variations, liées aux intensifications des remontées d'eaux froides, sont particulièrement sensibles en petite saison froide. En saison chaude, elles sont ordinairement de l'ordre de 0,5 °C par 24 heures et exceptionnellement de 3 °C sur une durée de trois jours.

Les écarts de salinité les plus importants interviennent lors de la décharge des fleuves et des lagunes, en fin de saison des pluies et dépassent 1 ‰ par jour. Contrairement à ce qui se passe pour la température, on observe une stabilité relative de la salinité en saisons froides établies, pendant lesquelles les différences sont en moyenne très faibles d'un jour à l'autre, de l'ordre de 0,2 ‰. En saison chaude, l'oscillation, liée au cycle des marées, engendre des fluctuations atteignant 0,5 ‰.

En conclusion, cet étage infralittoral est caractérisé par des variations saisonnières très fortes des paramètres hydroclimatiques. Une stabilité thermique règne en saison chaude alors qu'en saison froide apparaît une stabilité haline.

Caractère du contingent faunistique (tab. III)

Les espèces strictes représentent 50 % de l'effectif du contingent. Exclusivement inféodées à cette frange superficielle et côtière, elles manifestent une affinité marquée pour un environnement tropical chaud. Il est vraisemblable qu'elles requièrent, à un moment de leur cycle biologique, la période de stabilité chaude observée. Elles ne subissent pas d'écarts très importants à courte période (24 h à quelques jours) des paramètres climatiques qui sont beaucoup plus faibles que les écarts saisonniers.

Les espèces tolérantes rassemblent 36 % de l'effectif du contingent. Si elles accusent une préférence pour cet étage, elles acceptent les conditions de l'étage circalittoral côtier, avec des exigences moins étroites envers les températures élevées et leur stabilité.

Les espèces très tolérantes, peu nombreuses (14 % du contingent) étendent leur habitat jusque dans l'étage circalittoral du large.

Cependant, il faut souligner que l'évolution thermique observée ne peut suffire à rendre compte de la structure faunistique. En effet, les « eaux tropicales » sont les plus chaudes, mais aussi les plus dessalées du système étudié. Les espèces préférantes

TABLEAU II

Conditions climatiques moyennes à Abidjan d'après les observations effectuées en 1966, 67, 68 et 69 (d'après MORLIÈRE, 1970)
 Mean climatic conditions off Abidjan from the observations conducted in 1966, 67, 68 and 69 (from MORLIÈRE, 1970)

	Petite saison froide	Grande saison chaude	Grande saison froide	Petite saison chaude	Ecartés annuels
Durée (jours)	15	114	84	59	
Transparence Secchi (m)	15	12	7	12	8
Température °C					
0 m	25,4	27,6	21,8	27,7	5,9
10 m	23,2	26,7	19,2	27,1	7,9
20 m	22,1	25,1	18,1	26,1	8,1
Salinité (‰)					
0 m	34,9	34,9	35,0	33,0	2,0
10 m	35,3	35,2	35,6	34,1	1,5
20 m	34,4	35,3	35,7	34,7	1,0

de cet étage sont, de cette façon, soit des espèces marines euryhalines, soit des espèces à tendance estuarienne tolérantes aux conditions marines, voire migratrices. Cette dernière tendance ne peut pas être mise en évidence dans cette étude chez les

polychètes, mais est particulièrement bien illustrée chez les Crustacés *Palaemon hastatus* et *Hippelysmala hastatoides* comme l'ont montré LE LÉUFF et INTES (1968).

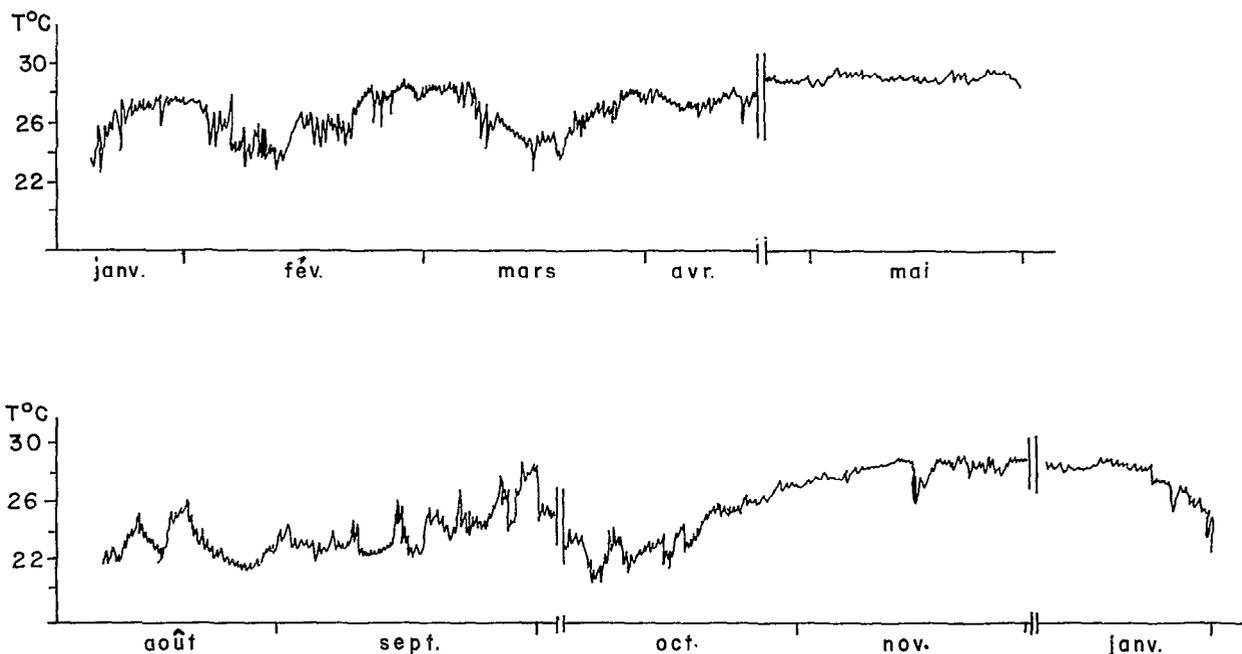


FIG. 4. — Étage infralittoral. Enregistrement en continu des températures au large de Grand Bassam sur les fonds de 15 mètres
 « Étage infralittoral ». Temperature continuous records off Grand Bassam at 15 meters deep

ÉTAGE CIRCALITTORAL COTIER

Extension

Cet étage correspond à la partie supérieure de la thermocline, à fort gradient thermique, limitée vers

le haut par les eaux tropicales et vers le bas par la couche à plus faible gradient de la base de la thermocline. En saison chaude, les eaux sont pratiquement toujours à plus de 24 °C. L'étage subit également les

TABLEAU III

Étage infralittoral. Caractères du contingent faunistique
« Étage infralittoral ». Faunistical characteristics

Espèces strictes	Espèces tolérantes	Espèces très tolérantes
<i>Petaloproctus terricola</i>	<i>Ninno africana</i>	<i>Spiophanes bombyx</i>
<i>Euphione</i> sp.	<i>Lumbriconereis mucronata</i>	<i>Eurythoe parvecarunculata</i>
<i>Thalenessa vazensis</i>	<i>Amphicteis pennata</i>	
<i>Thalenessa dendrolepis</i>	<i>Armandia intermedia</i>	
<i>Goniadides abidjanensis</i>	<i>Onuphis evemita</i>	
<i>Grubeulepis</i> sp.		
<i>Sigalion opalinum</i>		

refroidissements saisonniers liés au développement de l'upwelling. Il s'étend de 30 à 50 m dans la région considérée.

Cette profondeur de 50 m correspond également à l'extension moyenne de la zone euphotique en saison chaude (eaux claires).

Caractères climatiques

Variations saisonnières

Les températures moyennes sont comprises entre 22° et 20 °C. Les variations des paramètres sont encore très fortes, notamment pour les températures qui évoluent de 17° à 28 °C sur les fonds de 35 m. Les écarts thermiques s'amenuisent légèrement avec la profondeur : de 11°C dans la partie supérieure, ils sont encore de 8 °C dans la couche inférieure. Les salinités oscillent de 35 ‰ en saison de décharge à 35,7 ‰ en période de stratification des masses d'eau et le pourcentage d'oxygène dissous chute de 4 ml/l en saison chaude à 2 ml/l en saison froide.

Si la température n'atteint 27 °C qu'exceptionnellement dans la frange supérieure, elle se maintient au-dessus de 24 °C au minimum un mois et descend à 18 °C ou un peu moins pour la même durée. A l'inverse de l'étage précédent, la stabilité thermique se situe en période froide au cours de laquelle on assiste à une homogénéisation. Déjà dans cet étage les quatre saisons marines sont moins discernables, la période d'homogénéisation (saison froide, mai à octobre), s'opposant à une période de stratification plus ou moins accusée (saison chaude, octobre à avril).

Variations à courte période (fig. 5)

Au cours des saisons chaudes, la base de la thermocline subit des fluctuations bathymétriques rapides lui faisant balayer la région médiane du plateau

continental. Les variations des paramètres sont fortes, calquées sur le rythme des marées auquel se superpose une onde dont la périodicité est de l'ordre de trois jours (PICAUT et VERSTRAETE, 1979). Les écarts atteignent 5 °C pour les plus puissants et sont régulièrement de l'ordre de 1 à 2 °C pour 24 heures. En période de stabilité froide, les variations sont communément de 0,5 °C et peuvent aller jusqu'à 1 °C par jour.

Les salinités montrent la même période de stabilité que les températures en variant ordinairement de 0,2 ‰ par 24 heures, alors qu'en saison chaude les écarts atteignent 1 ‰.

Si la période froide d'homogénéisation de la colonne d'eau correspond donc à une stabilité thermique, la saison chaude de superposition des masses d'eau est caractérisée par un régime de pulsations engendrées par les ondes internes, d'autant plus fortes que la stratification est mieux marquée, induisant des variations de température importantes à courte période.

Par rapport au précédent, cet étage marque donc une tendance à l'amenuisement des écarts saisonniers. Les variations à courtes périodes sont plus intenses, notamment en saison chaude, où sont observés à la fois des écarts importants de la température et de la salinité

Caractères du contingent faunistique (tabl. IV)

Seules quatre espèces, soit 10 % du contingent, sont strictement inféodées à cet étage, fuyant aussi bien les « eaux tropicales » de l'étage infralittoral que les variations rapides et puissantes de l'étage sous-jacent.

Parmi les espèces tolérantes, on peut distinguer deux groupes : le premier compte 18 % de l'effectif du contingent. Il rassemble les espèces également rencontrées dans l'étage supérieur, tolérant des températures plus élevées accompagnées d'une dessa-

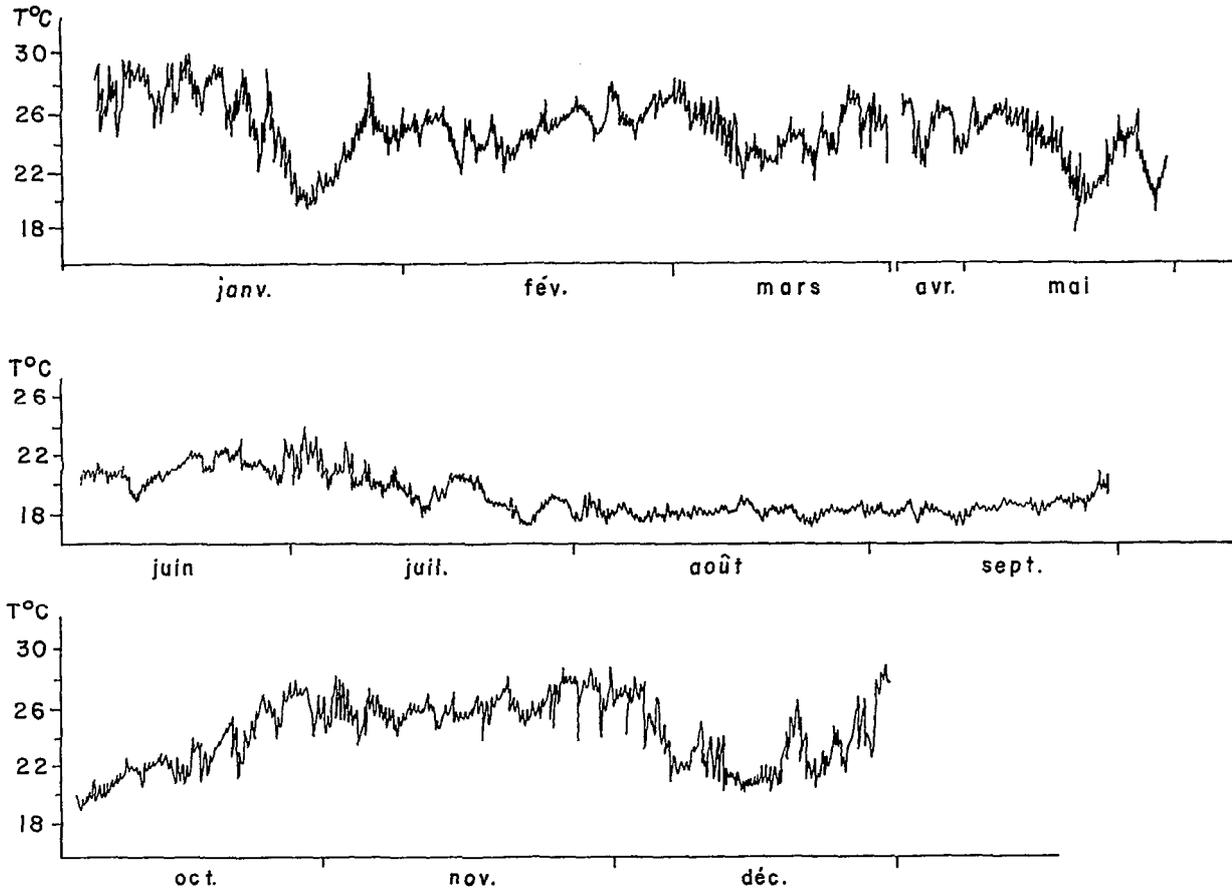


FIG. 5. — Étage circalittoral côtier. Enregistrement en continu des températures au large de Grand Bassam sur les fonds de 35 mètres « Étage circalittoral » (coastal). Temperature continuous records off Grand Bassam at 35 meters deep

TABLEAU IV

Étage circalittoral côtier. Caractères du contingent faunistique
« Étage circalittoral » (coastal). Faunistical characteristics

Espèces strictes	Espèces tolérantes		Espèces très tolérantes		
	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3
<i>Spio multioculata</i>	<i>Ophelia kirkegaardi</i>	<i>Asychis atlantideus</i>	<i>Piromis arenosus</i>	<i>Jasmineira elegans</i>	<i>Cirratulus filiformis</i>
<i>Aonides oxycephala</i>	<i>Magelona papillicornis</i>	<i>Disoma orissae</i>	<i>Scoloplos armiger</i>	<i>Loandalia maculata</i>	<i>Glycera unicornis</i>
<i>Aphrodita alta</i>	<i>Galathowenia africana</i>	<i>Tharyx multibranchis</i>	<i>Paraonis gracilis</i>	<i>Lanice conchylega</i>	<i>Lumbriconereis heteropoda</i>
<i>Aricidea assimilis</i>	<i>Dispio africana</i>	<i>Phyllamphiteteis collaribranchis</i>	<i>Glycinde nordmanni</i>	<i>Pyonoderma congoense</i>	<i>Phyllodoce lineata</i>
	<i>Pherusa swakopiana</i>	<i>Chaetozone setosa</i>	<i>Onuphis conchylega</i>	<i>Nereis lamellosa</i>	<i>Glycera convoluta</i>
	<i>Pherusa scutigeroïdes</i>	<i>Heterospio longissima</i>	<i>Chloeia viridis</i>	<i>Nephtys lyrochaeta</i>	<i>Pterolysippe bipemata</i>
	<i>Gymnionereis fauveli</i>		<i>Aricia foetida</i>	<i>Isolda wydahensis</i>	<i>Diopatra neapolitana</i>
	<i>Sthenelais zonata</i>		<i>Goniada multidentata</i>		
			<i>Amaseana accaensis</i>		
			<i>Philargis modesta</i>		
			<i>Scoloplos chevalieri</i>		
			<i>Cirriformis afer</i>		
			<i>Glycera tessellata</i>		

lure relative des eaux. Cet ensemble accepte donc des variations saisonnières importantes, mais fuit les écarts journaliers lorsqu'ils deviennent trop grands. Le deuxième groupe réunit 13 % des espèces. Ces espèces fréquentent aussi l'étage circalittoral du large et occupent donc toute la région soumise aux eaux de la thermocline; elles sont particulièrement tolérantes aux variations à brève période.

Les espèces très tolérantes (groupes 1, 2, 3) étendent toutes leur habitat vers l'infralittoral, mais leur extension en profondeur démontre des degrés divers d'adaptabilité; celles du groupe 2 sont installées, en fait, sur tout le plateau, celles du groupe 3 sont aussi rencontrées sur le talus. Cet ensemble représente 60 % du contingent. ;

ÉTAGE CIRCALITTORAL DU LARGE

Extension

L'étage circalittoral du large correspond à la région sous l'influence de la base de la thermocline, caractérisée par le maximum de salinité subtropical.

En saison chaude, les températures sont toujours inférieures à 24 °C. Dans l'aire étudiée, il s'étend sur les fonds de 50 à 70 m.

Caractères climatiques

Variations saisonnières

Les variations thermiques sont du même ordre que dans la couche inférieure de l'étage précédent : 24° à 17 °C, soit 7 °C d'écart sur les fonds de 65 m. La température peut atteindre 24 °C quelques jours par an dans la frange supérieure, mais se maintient à 18 °C ou moins pendant environ 3 mois. La stabilité thermique est remarquable en saison froide comme dans l'étage précédent, pendant le même laps de temps. En revanche, les salinités restent stables tout au long de l'année en variant seulement de 0,2 ‰. Les écarts de teneur en oxygène dissous ont également tendance à s'amenuiser et oscillent de 3,5 à 2,2 ml/l.

Ici encore, *a fortiori*, les saisons marines sont moins bien individualisées que dans le domaine superficiel; la période froide d'homogénéisation s'opposant à la période plus chaude de stratification.

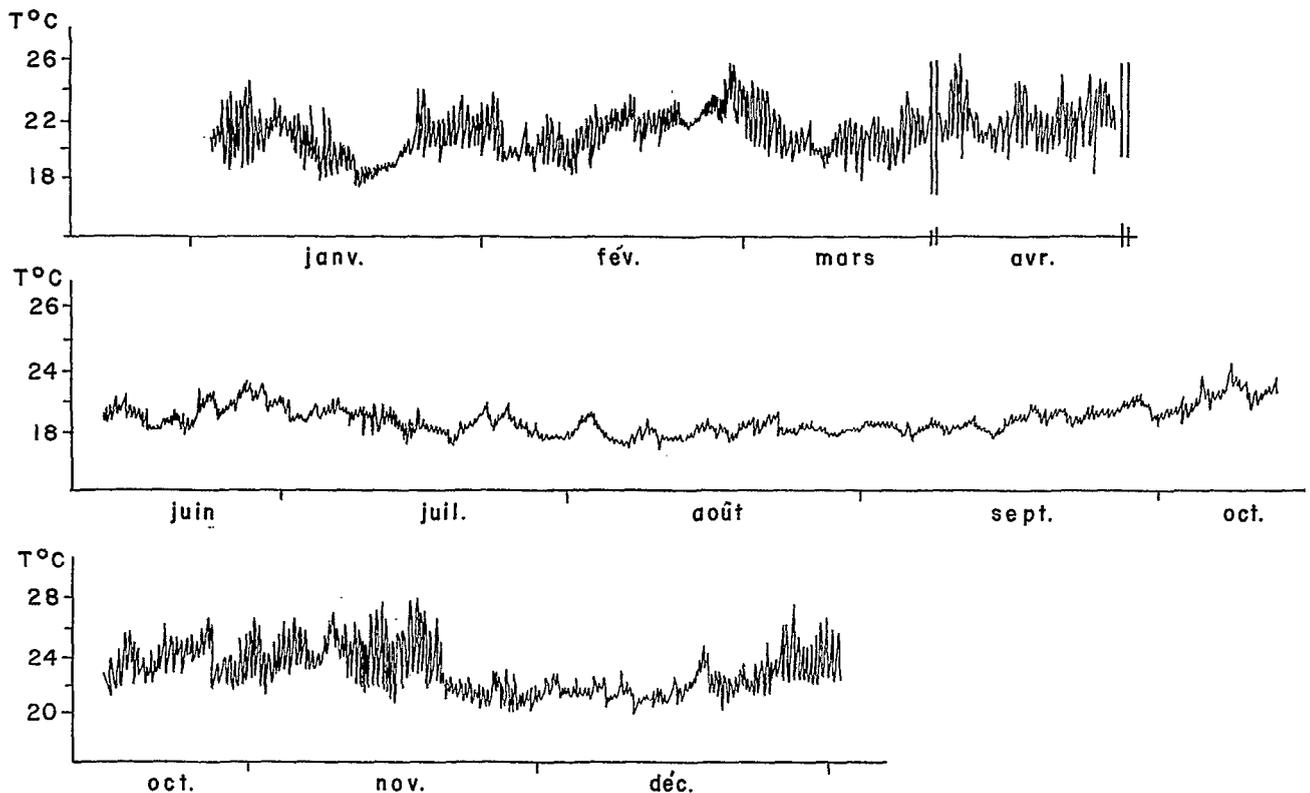


FIG. 6. — Étage circalittoral du large. Enregistrement en continu des températures au large de Grand Bassam sur les fonds de 65 mètres

« Étage circalittoral » (open sea): temperature continuous records off Grand Bassam at 65 meters deep

Variations à courte période (fig. 6)

Les pulsations de la thermocline observées dans l'étage précédent se manifestent ici, encore plus fortes, suivant le rythme des marées, l'onde de trois jours étant atténuée : elles induisent ainsi des écarts de l'ordre de 2 à 4 °C par jour de manière habituelle, qui peuvent atteindre 7 °C pour les plus élevées. En période de stabilité froide, les variations les plus importantes restent inférieures à 2 °C et se maintiennent le plus fréquemment aux environs de 0,5 °C. Les salinités suivent le même cycle avec des variations de très faible amplitude.

Les caractéristiques climatiques de cet étage se rapprochent beaucoup de celles du domaine précédent, tous deux étant soumis à des variations saisonnières sensibles et à des variations à courte période élevées, justifiant ainsi leur regroupement sous la même appellation principale (circalittoral). Ils se

distinguent, cependant, notamment par le niveau thermique affecté par ces pulsations, que l'on peut grossièrement situer de part et d'autre d'une température critique de 24 °C et par l'amplitude des variations à courte période, nettement inférieures aux saisonnières dans l'étage circalittoral côtier, alors qu'elles peuvent atteindre le même ordre de grandeur dans l'étage circalittoral du large.

Caractères du contingent faunistique (tabl. V)

Les tendances notées dans l'étage précédent se retrouvent :

Les espèces strictes sont encore moins nombreuses et ne représentent que 4 % du contingent (2 espèces). Ce phénomène est sans doute lié au régime intense des variations qui implique une tolérance accrue chez les espèces préférantes donc généralement une aire occupée plus large.

TABLEAU V

Étage circalittoral du large. Caractères du contingent faunistique
« Étage circalittoral » (open sea). Faunistical characteristics

Espèces strictes	Espèces tolérantes		Espèces très tolérantes		
	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3
<i>Harmothoe pokouï</i>	<i>Harmothoe antilopis</i>	<i>Cosmina coasta</i>	<i>Clymene wolfii</i>	<i>Lysippe vanelli</i>	<i>Poecilochaetus modestus</i>
<i>Cirratulus cirratus</i>	<i>Lepidasthenia maculata</i>	<i>Clymene lumbricoïdes</i>	<i>Phyllodoce capensis</i>	<i>Lumbriconereis impatiens</i>	<i>Magelona cornuta</i>
	<i>Pholoe minuta</i>	<i>Clymene capensis</i>	<i>Eurythoe millieri</i>	<i>Maldane glabifex</i>	<i>Pista cristata</i>
	<i>Pista grubei</i>	<i>Phyllochaetopterus major</i>	<i>Leanira yhleni</i>	<i>Isolda pulchella</i>	<i>Eunice vittata</i>
	<i>Laonice cirrata</i>		<i>Scoloplos madagascariensis</i>	<i>Socans sulcata</i>	<i>Goniada congoensis</i>
			<i>Lygdamis indicus</i>	<i>Tharyx dorsobranchialis</i>	<i>Prionospio ehlersi</i>
			<i>Panthalis oerstedii</i>	<i>Amaga adpersa</i>	<i>Drilonereis filum</i>
			<i>Terebellides stroemi</i>	<i>Amphictetes gunneri</i>	<i>Phyllochaetopterus socialis</i>
			<i>Aricia cuvieri</i>	<i>Gnuphis quadricuspis</i>	<i>Clymene palermitana</i>
			<i>Sthenelais boa</i>		<i>Eteone siphonodonta</i>
			<i>Oenota fusiformis</i>		<i>Prionospio pinnata</i>
					<i>Clymene affinis</i>
					<i>Chioecia varusta</i>
					<i>Arabella tricolor</i>
					<i>Sternaspis scutata</i>
					<i>Nephtys hombergii</i>
					<i>Maldane decorata</i>

Les espèces tolérantes sont scindées en deux groupes selon que leur habitat s'étend vers la côte ou vers le domaine profond. Celles du premier (10 %) tolèrent les conditions de l'étage circalittoral côtier et occupent l'ensemble de la région affectée par les pulsations de la thermocline, préférant ainsi un milieu où les variations à courte période sont notables. Celles du second (8 %) évitent les

températures plus élevées de l'étage supérieur, mais acceptent la stabilité à toutes périodes de l'étage bathyllittoral.

Les espèces très tolérantes représentent 78 % du contingent et montrent trois tendances, soit en fuyant l'étage infralittoral (groupe 1) soit en colonisant l'ensemble du plateau (groupe 2), soit en pénétrant même sur le talus continental (groupe 3).

ÉTAGE BATHYLITTORAL

Extension

Cet étage est situé sous les eaux de la thermocline qui constituent sa limite supérieure vers 70 m. Vers le bas, il descend jusqu'à la rupture de pente du plateau continental dont les effets sont sensibles dès 100 m de profondeur. Cette barrière est vraisemblablement davantage d'ordre topographique que climatique.

Caractères climatiques

Variations saisonnières

Les températures moyennes sont comprises entre 16° et 18 °C. Cette région est continuellement baignée par l'« eau centrale sud atlantique » caractérisée par une décroissance lente des salinités et des tempéra-

tures avec la profondeur. Cette masse d'eau envahit régulièrement tout ou partie du plateau continental durant les upwellings. Les variations saisonnières s'y amenuisent considérablement avec des écarts de l'ordre de 3 °C dans toute la tranche bathymétrique. Les salinités varient très peu, d'environ 0,2 ‰, et les teneurs en oxygène de 3 à 2,2 ml/l. De plus, cet étage est en permanence hors de la couche euphotique. Les températures ne sont jamais inférieures à 15 °C; si elles atteignent 18 °C quelques jours par an, elles se maintiennent à 16 °C ou moins environ trois mois.

Variations à courte période

Aucun enregistrement au sein de cet étage n'est disponible. Cependant les tendances qui l'affectent peuvent être déduites des données recueillies sur les marges (fig. 6 et 7) : l'amplitude des variations à

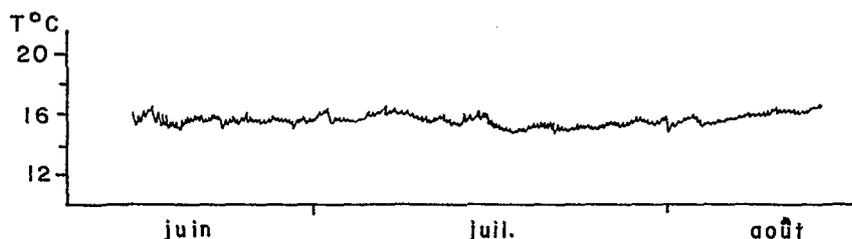


Fig. 7. — Étage bathylittoral. Enregistrement en continu des températures au large de Jackville sur les fonds de 100 mètres
« Étage bathylittoral ». Temperature continuous records off Jackville at 100 meters deep

brève période décroît de façon considérable. En effet, les fluctuations de la thermocline ne se font pas sentir sur cette masse d'eau homogène. Les variations journalières sont estimées au maximum à 1 °C pour les plus intenses.

Caractères du contingent faunistique (tabl. VI)

Ce contingent compte un nombre d'espèces peu élevé, parmi lesquelles 14 % lui sont *strictement inféodées*; elles manifestent un caractère sténohalin et sténotherme très accusé en fuyant les zones de variations intenses des paramètres tout en restant cantonnées au plateau continental.

Les *espèces tolérantes* également peu nombreuses (14 %), acceptent les conditions de la marge externe (*Melinna palmata* et *Eunoe nodosa*) ou de l'étage circalittoral du large (*Tharyx marioni*). Leur petit nombre ne justifie pas une séparation en deux groupes.

Les *espèces très tolérantes* sont les mieux représentées avec 72 % du contingent. Elles fréquentent aussi bien la marge externe que le plateau dans l'ensemble circalittoral (groupe 1 du large, groupe 2,

côtier), voire l'étage infralittoral (groupe 3). Leur plus grand nombre, opposé à la faiblesse de l'effectif des espèces strictes, donne à penser que cet étage est plutôt une zone de transition, bien définie climatiquement, mais occupée par une faune peu caractéristique, du moins en ce qui concerne les annélides polychètes.

LA MARGE EXTERNE

Extension

La limite supérieure de cet étage est marquée par la rupture de pente du plateau continental, dont l'amorce se fait sentir dès les fonds de 100 m. Les données analysées ici ne permettent pas de préciser son extension vers les profondeurs croissantes.

Caractères climatiques (fig. 7)

Variations saisonnières et à courte période

Bien qu'aucun enregistrement n'ait été effectué dans cet étage, les données recueillies à 100 m, sa

TABLEAU VI

Étage bathyllittoral. Caractères du contingent faunistique
« Étage bathyllittoral ». Faunistical characteristics

Espèces strictes	Espèces tolérantes	Espèces très tolérantes		
		Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3
<i>Malmgrenia perspicua</i>	<i>Melina palmata</i>	<i>Ehlersileanira incisa</i>	<i>Glycera lapidum</i>	<i>Hyalinoecia fauveli</i>
<i>Clymene gracilis</i>	<i>Eunoe nodosa</i>	<i>Maldane sarsi</i>	<i>Marphysa kinbergi</i>	<i>Loimia medusa</i>
<i>Onuphis amourewi</i>	<i>Tharyx marioni</i>		<i>Dasybranchus caducus</i>	<i>Nematoneis unicornis</i>
			<i>Lumbriconereis coccinea</i>	<i>Eupanthalis kinbergi</i>
			<i>Lumbriconereis latreilli</i>	<i>Notomastus latericeus</i>
			<i>Paralicydonia paradoxa</i>	
			<i>Magelona cincta</i>	
			<i>Ampharete kerguelensis</i>	

TABLEAU VII

Marge continentale. Caractères du contingent faunistique
Continental border. Faunistical characteristics

Espèces strictes	Espèces tolérantes	Espèces très tolérantes	
		Groupe 1	Groupe 2
<i>Auchenoplax crinita</i>	<i>Petaloproctus crosnieri</i>	<i>Glycera rouxii</i>	<i>Lysidice ninetta</i>
<i>Ninoe saeva</i>	<i>Lepidasthenia brunnea</i>	<i>Nephtys inermis</i>	
<i>Lumbriconereis quasibifilaris</i>		<i>Rhaphobranchium agassizi</i>	
<i>Ceratonereis costae</i>			
<i>Paramphinome trionyx</i>			
<i>Ophelina acuminata</i>			
<i>Onuphis bihanica</i>			
<i>Thelepus setosus</i>			

limite supérieure, et les mesures traditionnelles réalisées à 200 m permettent de penser qu'il y a stabilité thermique, saisonnière et journalière. La température moyenne annuelle est de 14,5 °C à 200 m et les salinités sont voisines de 35,5 ‰. La teneur en oxygène varie peu en restant légèrement supérieure à 2 ml/l. La tendance à l'amenuisement des écarts constatée dans l'étage bathyllittoral s'accroît : les variations de température atteignent rarement 1 °C et les variations halines 0,1 ‰.

Caractères du contingent faunistique (tabl. VII)

Un nombre élevé d'espèces (57 %) est strictement inféodé à la rupture de pente.

Les espèces tolérantes (14 %) occupent aussi la zone de stabilité de l'étage bathyllittoral.

Les espèces très tolérantes représentent 29 % du contingent et remontent jusque dans les étages circalittoral du large (groupe 1) et circalittoral côtier (groupe 2).

DISCUSSION

Ce n'est que récemment que le facteur température s'est réimposé comme un élément déterminant de la zonation benthique. Une importance particulière avait été donnée à la notion d'étage au colloque de Gênes où PERES (1957) et ses collaborateurs ont proposé un système dans lequel l'éclairement est considéré comme prépondérant (PERES, 1957; PERES et MOLINIER, 1957; PERES et PICARD, 1959), faisant ainsi progresser la définition d'un concept que EKMAN (1935), puis ZERNOV (1949) et ZENKEVITCH

(1956) n'envisagent qu'au travers de données liées à la bathymétrie.

Dès 1928, cependant, MOLANDER retient le facteur température pour classer ses communautés, suivi par ZENKEVITCH et BROTSKY (1939). GLEMAREC (1969 et 1973) prend en compte ce facteur ou plus exactement ses variations pour exprimer l'essentiel de l'environnement climatique sur le plateau continental, ce qui amène CHARDY et GLEMAREC (1974) à considérer simultanément variations saisonnières et écarts journaliers.

La température est, en outre, caractérisée, par la commodité de sa mesure ou de son estimation : c'est une donnée rigoureuse facilement disponible. Excellent témoin du régime climatique local (études biogéographiques de BAILEY (1960) et de HALL (1964)), son action sur les processus physiologiques des invertébrés marins a fait l'objet de nombreuses études qui ont montré toute son importance.

Les conditions extrêmes et notamment le froid ont des conséquences dramatiques sur la survie des organismes (KINNE, 1970); le sens écologique d'une température léthale est évident.

Les variations thermiques du milieu induisent des réactions de différents types de la part des organismes (PRECHT *et al.* (1973); PROSSER (1973)) et la présence d'une espèce dans un site implique une adaptation aux conditions du milieu. Selon NEWELL et BRANCH (1980), cette adaptation se traduit par le maintien d'une balance énergétique positive, excepté sans doute pour de très brèves périodes, qui autorise la croissance et la reproduction des individus et leur permet de supporter favorablement la compétition interspécifique.

Les caractères choisis pour situer la position des espèces dans le milieu, valeur centrale et limites de répartition, prennent ainsi largement en compte l'action du facteur sur la physiologie. La valeur centrale détermine le niveau de température autour duquel l'espèce vit dans les meilleures conditions thermiques possibles pour la région étudiée. Les limites de répartition intègrent les écarts saisonniers suffisamment étalés dans le temps pour que l'espèce puisse s'y adapter et compatibles avec ses limites de tolérance, et les variations quotidiennes permettant le maintien d'une balance énergétique positive.

La définition des étages, telle qu'elle a été établie sur le plateau continental de Côte d'Ivoire, à partir du paramètre température, conduit à adopter sans inconvénient la terminologie proposée par CHARDY et GLEMAREC (1974), d'ailleurs très proche de celle de PERES (1957). Cependant les structures thermiques observées en milieu tropical sont d'une nature différente de celles des mers tempérées. Les caractères climatiques des étages sont donc particuliers.

En effet, le refroidissement des eaux tempérées s'effectue par la propagation verticale de la baisse

de température atmosphérique, ce qui les oppose aux mers tropicales où existe une thermocline, permanente ou non, et dans lesquelles le refroidissement s'opère par intrusion des eaux froides profondes. La stratification des masses d'eau engendre, par le jeu des ondes internes, une pulsation bathymétrique de la thermocline, d'autant mieux marquée que les densités sont différentes.

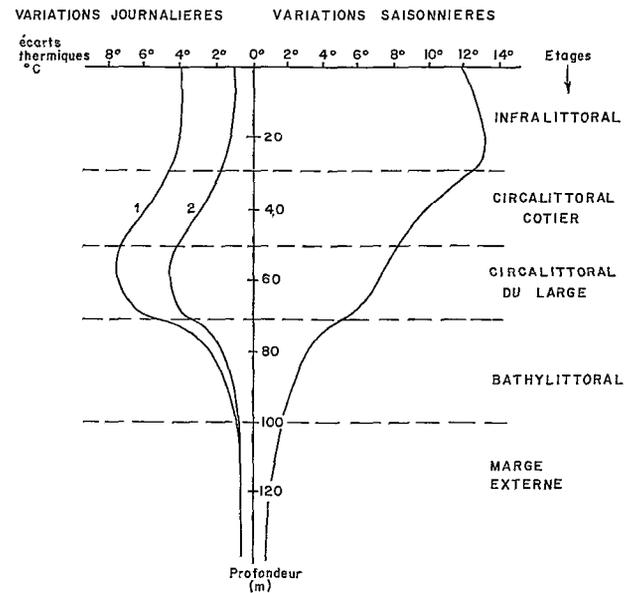


Fig. 8. — Écarts thermiques au sein des étages définis en Côte d'Ivoire. Courbes théoriques. 1 : Variations journalières exceptionnelles 2 : Variations journalières ordinaires.

Thermic deviations in the « étages » defined off Ivory coast. 1: Exceptional diurnal deviations. 2: Common diurnal deviations.

Les étages mis en évidence en Côte d'Ivoire peuvent se décrire ainsi (fig. 8) :

— Étage infralittoral : milieu cyclothermique de forte amplitude saisonnière à variations lentes et de faible amplitude journalière.

— Étage circalittoral côtier : milieu cyclothermique saisonnier mais aussi journalier dont l'amplitude quotidienne reste toujours nettement inférieure aux écarts saisonniers.

— Étage circalittoral du large : milieu cyclothermique saisonnier mais aussi journalier où les écarts quotidiens tendent à acquérir la même amplitude que les variations saisonnières.

— Étage bathylittoral : milieu quasi acyclothermique (toutes périodes).

— Marge externe : milieu sténotherme acyclothermique faisant transition avec le talus continental.

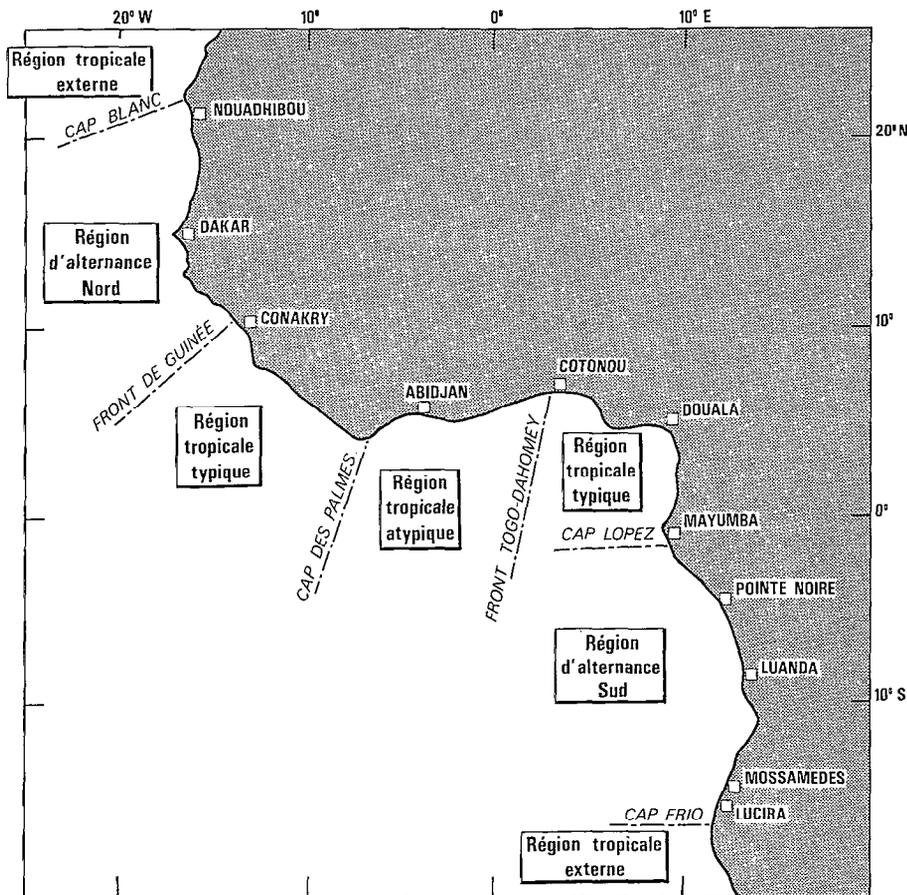


FIG. 9 — Frontologie et régions climatiques de l'Atlantique oriental tropical (d'après BERRIT, 1973).
Frontology and climatic regions in the eastern tropical Atlantic (from BERRIT, 1973).

Dans cette séquence, les trois étages supérieurs subissent des variations saisonnières importantes. Le même nom générique a été attribué aux étages du circalittoral de manière à bien marquer leur régime éminemment variable à courtes périodes. Cette définition du circalittoral s'accorde en outre avec celle de PERES (1957) : au maximum de son développement, la zone euphotique atteint la limite inférieure du circalittoral du large.

La présente étude, telle qu'elle vient d'être exposée, de l'étagement des espèces en fonction de celui des caractères hydroclimatiques du milieu n'a que peu d'équivalent en milieu tropical.

Au Ghana, région du golfe de Guinée, voisine de la Côte d'Ivoire et également soumise à un régime d'upwelling, BUCHANAN (1958) n'attribue au facteur température qu'une incidence mineure sur les peuplements, décroissante avec la profondeur. En Sierra Leone, région homotherme avec permanence de la thermocline, LONGHURST (1958) met en évidence un changement majeur de la macrofaune benthique

vers 70 m, donc au niveau de la base de cette thermocline. Il ne signale pas d'autre discontinuité faunistique dans ce travail alors que son analyse des peuplements ichtyologiques (LONGHURST, 1967) fait apparaître une nouvelle coupure, côtière, équivalente à l'étage infralittoral. Dans le Pacifique Ouest, région tropicale plus vaste mais à fluctuations saisonnières de même type, PARKER (1956) décrit des communautés dont les limites d'extension bathymétrique se rapprochent de celles observées en Côte d'Ivoire (26, 65 et 120 m) et BILYARD et CAREY (1979) mettent en relation l'abondance des polychètes et l'extension de la masse d'eau la plus chaude. Leur interprétation du phénomène fait appel aux processus de production planctonique qui vient enrichir le milieu en matière organique.

Répartition latitudinale

De même qu'a été mise en évidence une étroite relation entre structure hydrologique et répartition

bathymétrique des espèces, on peut tenter de faire correspondre la situation en latitude de ces espèces et les régions hydroclimatiques du golfe de Guinée.

ÉLÉMENTS D'Océanographie Régionale (fig. 9)

De la même façon que les eaux tropicales sont limitées en profondeur par une zone à gradient thermique prononcé, la région tropicale proprement dite est encadrée de deux fronts thermiques à fort gradient, le plus souvent associés à des fronts halins, qui se déplacent saisonnièrement comme le montre BERRIT (1973) : ces fronts, un dans chaque hémisphère, sont marqués par le resserrement des isothermes de surface entre 23° et 27 °C. Peu ou pas marqués durant les périodes de transition, ils

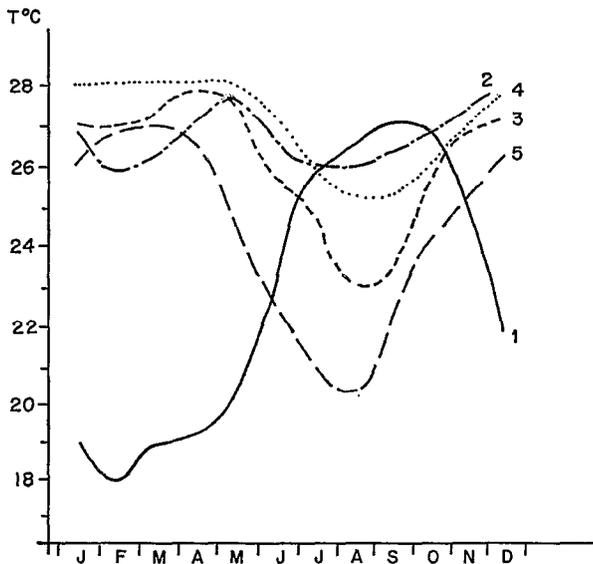


FIG. 10. — Températures moyennes mensuelles de surface dans les différentes régions climatiques du golfe de Guinée. 1 : Alternance nord. 2 : Typique ouest. 3 : Atypique centrale. 4 : Typique est. 5 : Alternance sud.

Monthly mean surface temperature in the different climatic regions in gulf of Guinea. 1: Northern alternance. 2: Western typical. 3: Central atypical. 4: Eastern typical. 5: Southern alternance.

s'établissent en des positions relativement fixes, délimitant ainsi des régions affectées de forts contrastes saisonniers : les *régions d'alternance*. Pendant l'hiver boréal, ces fronts s'établissent sur leurs positions méridionales : cap Varga (Guinée) et cap Frio (Angola). En été boréal, ils apparaissent

sur leurs positions septentrionales au cap Blanc (Mauritanie) et au cap Lopez (Gabon). L'orientation de la ligne de côte est favorable au développement de remontées d'eaux froides durant cette dernière saison, remontées qui provoquent la formation de deux fronts supplémentaires, le premier bien marqué au niveau du cap des Palmes (Côte d'Ivoire) et le second plus diffus vers le Togo-Bénin. Ces mouvements des eaux superficielles amènent à distinguer des régions hydroclimatiques de deux types, contrasté ou uniforme.

Les ensembles de type contrasté comprennent les régions d'alternance (Sénégal, Mauritanie et Congo, Angola) et la *région centrale atypique* (Côte d'Ivoire, Ghana). Cette dernière forme une enclave climatique encadrée de deux *régions tropicales typiques* pratiquement homothermes, mais où les variations halines sont fortes (Guinée, Sierra Leone, Liberia ; Nigeria, Cameroun). Pour chacune de ces zones, les caractéristiques thermiques mensuelles, extraites de l'atlas de HASTENRATH et LAMB (1977) sont données (fig. 10).

L'Atlantique tropical africain, deux fois moins étendu que son homologue occidental des côtes américaines (BRIGGS, 1974), peut ainsi être considéré comme recouvert d'une couche d'eaux chaudes homogènes peu épaisse, isolée par la présence d'une thermocline et constitué de plusieurs unités qui diffèrent par leur stabilité thermique saisonnière (tabl. VIII).

Le domaine tropical *sensu stricto* est caractérisé par une période de stabilité chaude (température égale ou supérieure à 27 °C) durant un mois ou plus et des températures minimales n'atteignant pratiquement jamais 18 °C. Cette vaste unité est subdivisée en deux types de régions : les régions tropicales typiques à peu près homothermes, où les températures ne sont qu'exceptionnellement inférieures à 24 °C, et les régions tropicales atypiques où la période de stabilité chaude est limitée dans le temps et où les températures sont rarement inférieures à 20 °C. A l'extérieur de ce domaine, les régions d'alternance sont caractérisées par des contrastes saisonniers plus accusés. Si la période de stabilité chaude est du même ordre de durée que dans la région atypique, les températures minimales sont inférieures à 18 °C pour de courtes durées.

UNITÉS RÉGIONALES CLIMATIQUES ET FAUNE

La répartition des annélides dans l'Atlantique oriental peut être déduite de travaux antérieurs parmi lesquels il semble utile de rappeler les références les plus importantes :

TABLEAU VIII

Temps d'action en mois des températures (points remarquables) dans chaque région climatique du golfe de Guinée
Duration (in months) of the action of the temperatures (noticeable points) in each climatic region of the gulf of Guinea

Régions	Température (>)				
	27	24	20	18	15
Externe	0	0	4	10	12
Alternance Nord (Dakar)	2	5	6	11	12
Tropicale typique (Conakry)	6	10	12	12	12
Tropicale atypique (Abidjan)	3	8	11,5	12	12
Tropicale typique (Cotonou)	7	10	12	12	12
Alternance sud (Mayumba)	1	6	9	11,5	12
Externe (Lucira)	0	0,5	3	10	12

*Région**Auteurs*

— Maroc	FAUVEL (1936); BELLAN (1964); RULLIER et AMOUREUX (1969).
— Mauritanie	FAUVEL (1950); FAUVEL et RULLIER (1957 a et b).
— Sénégal	FAUVEL et RULLIER (1959 b et c).
— Gambie, Sierra Leone	LONGHURST (1958).
— Guinée	USHAKOV (1970).
— Côte d'Ivoire	GUY (1964); INTES et LE LÆUFF (1975 et 1977).
— Ghana	TEBBLE (1955).
— Togo, Bénin	RULLIER (1965).
— Cameroun	RULLIER (1964).
— Congo	AMOUREUX (1973); FAUVEL (1953).
— Angola	DAY (1967).
— Atlantique oriental dans son ensemble	AUGENER (1918); KIRKEGAARD (1959); FAUVEL et RULLIER (1959 a); JELDES et LEFEVERE (1959).

Si l'on étudie, d'après ces références, la répartition latitudinale des espèces les plus communes (tabl. IX), on constate que les discontinuités physiques coïncident bien avec les limites faunistiques. La répartition bathymétrique des espèces ne peut être prise en compte, mais il convient de souligner que bon nombre d'entre elles ne peuvent fréquenter les étages les plus superficiels.

Un groupe (A) inféodé aux régions tropicales typiques et atypiques rassemble les *espèces tropicales strictes*. Un autre ensemble (groupe B) couvre le domaine tropical au sens large en colonisant également les régions d'alternance; ce sont les *espèces tropicales tolérantes*. Ce groupe, nettement plus important que le précédent, met en évidence le rôle prépondérant des barrières climatiques du cap Blanc et du cap Frio.

Proches de cet ensemble tropical tolérant, deux groupes se différencient selon leurs affinités latitudinales : l'un manifeste une répartition à tendance tropicale méridionale en ne remontant pas dans les régions nord du domaine considéré (groupe C);

l'autre, à l'inverse, affiche des affinités septentrionales avec une répartition limitée vers le sud (groupe D). Les autres espèces débordent de ce domaine tropical soit vers le sud (groupe E) soit vers le nord (groupe G) soit dans les deux directions simultanément (groupe F).

De nombreuses espèces évitent, phénomène remarquable et inattendu, les régions tropicales typiques, échappant ainsi aux eaux chaudes et dessalées. A l'inverse aucune espèce, même parmi les tropicales strictes, n'est exclusivement cantonnée à ces mêmes régions.

Si l'on s'adresse maintenant à toute la faune annélidienne recensée dans l'Atlantique tropical oriental, soit environ 300 espèces, la particularité faunistique des régions climatiques est confirmée. En effet, on constate, au niveau du cap Blanc, la disparition de 24 espèces présentes au Maroc, alors que 46 espèces tropicales font leur apparition. De même au cap Frio, 91 espèces tropicales apparaissent alors que 150 espèces d'Afrique du Sud ne franchissent pas la zone frontale. Des changements importants se manifestent également entre les régions

TABLEAU IX

Répartition latitudinale de quelques espèces présentes dans le golfe de Guinée
 Latitudinal distribution of some species encountered in the gulf of Guinea

Espèces	Groupe	Région tropicale externe Nord	Région d'alternance Nord	Région tropicale typique	Région tropicale atypique	Région tropicale typique	Région d'alternance Sud	Région tropicale externe Sud	
<i>Euthalanesa insignis</i>	A								
<i>Sthenelais zonata</i>									
<i>Marphysa kinbergi</i>									
<i>Disoma orissae</i>									
<i>Audouinia punctata</i>									
<i>Pionos arenosus</i>									
<i>Asychis atlantideus</i>									
<i>Panthalis bicolor</i>		B							
<i>Eurythoe rullieri</i>									
<i>Phyllodoce oculata</i>									
<i>Nereis victoriana</i>									
<i>Nephtys lyrochaeta</i>									
<i>Scoloplos chevalieri</i>									
<i>Telepsavus vitrarius</i>									
<i>Pycnoderma congoense</i>									
<i>Isolda wydahensis</i>									
<i>Phyllamphicteis collaribranchis</i>	C								
<i>Pterolystippe bipemata</i>									
<i>Pista gruberi</i>									
<i>Streblosoma bairdi</i>									
<i>Potamilla casamencis</i>									
<i>Audouinia semicincta</i>									
<i>Nephtys hombergii</i>									
<i>Amaeana aceransis</i>									
<i>Asychis dorsofilis</i>									
<i>Magelona cornuta</i>		D							
<i>Eusigalion vasensis</i>									
<i>Ehlersileanira incisga</i>									
<i>Stylarioides kinsemboanus</i>									
<i>Galathowenia africana</i>									
<i>Goniada congoensis</i>									
<i>Diopatra cuprea</i>									
<i>Diopatra monroviensis</i>									
<i>Pherusa tropica</i>									
<i>Maldane decorata</i>	E								
<i>Eurythoe parvecarunculata</i>									
<i>Pseudonereis gallapagensis</i>									
<i>Lumbriconereis heteropoda</i>									
<i>Leonnates decipiens</i>									
<i>Polydora goreensis</i>									
<i>Nereis dakarensis</i>									
<i>Eunice antennata</i>									
<i>Terebella aberrans</i>									
<i>Leiochirides africanus</i>		F							
<i>Tharyx dorsobranchialis</i>									
<i>Scoloplos madagascarensis</i>									
<i>Armandia intermedia</i>									
<i>Isolda pulchella</i>									
<i>Eulalia microcephala</i>									
<i>Marphysa dartevelléi</i>	G								
<i>Eteone siphonodonta</i>									
<i>Hermonia hystrix</i>									
<i>Glycera rouxii</i>									
<i>Glycera convoluta</i>									
<i>Eunice vittata</i>									
<i>Marphysa sanguinea</i>									
<i>Diopatra neapolitana</i>									
<i>Prionospio pinnata</i>									
<i>Audouinia tentaculata</i>		H							
<i>Owenia fusiformis</i>									
<i>Sternaspis scutata</i>									
<i>Pista cristata</i>									
<i>Terebellides stroemi</i>									
<i>Arabella iricolor</i>									
<i>Lumbriconereis coccinea</i>									
<i>Stylarioides swakopiana</i>									
<i>Stylarioides monilifer</i>									
<i>Stylarioides scutigeroideis</i>	I								
<i>Mastobranchius dolfussii</i>									
<i>Loimia medusa</i>									
<i>Nephtys cirrosa</i>									
<i>Eurythoe complanata</i>									
<i>Amphitrite rubra</i>									
<i>Marphysa capensis</i>									
<i>Leptonereis glauca</i>									
<i>Perinereis cultrifera</i>									
<i>Lumbriconereis bifilaris</i>									

dités tropicales et les régions d'alternance, entre la Guinée et le Sénégal (36 espèces boréales ne descendent pas au sud et 18 espèces ne se rencontrent pas plus au nord) et entre le Gabon et le Congo (38 espèces ne vont pas au-delà du cap Lopez vers le sud et 28 espèces ne peuvent remonter vers le nord). Enfin le nombre total d'espèces dans les régions tropicales atypiques est nettement supérieur à celui des régions tropicales typiques du littoral continental africain (262 espèces sont inventoriées en Côte d'Ivoire et au Ghana, 197 dans la zone typique nord et 178 dans la région typique sud), mettant en évidence de façon nette le phénomène déjà signalé : la pauvreté faunistique des plateaux continentaux qui ne sont pas affectés par des remontées d'eaux froides saisonnières. Cette observation n'est apparemment pas en accord avec les théories (SANDERS, 1965 et 1969) qui associent à une grande stabilité du milieu une forte diversité spécifique.

L'importance et la réalité des barrières biogéographiques au niveau des caps Blanc et Frio a souvent été soulignée : pour les crustacés par MONOD (1948), HOLTHUIS (1952), FOREST (1955 et 1959); pour les mollusques par NICKLES (1950); pour les poissons par POSTEL (1959) et MAURIN (1968). Mais le rôle des fronts secondaires (cap des Palmes, front Togo-Bénin) n'était pas clairement établi, de même que la plus faible richesse spécifique des fonds néritiques à faibles variations saisonnières (tropical typique).

UNITÉS RÉGIONALES CLIMATIQUES ET CONTINGENTS FAUNISTIQUES

Le tableau X indique la proportion des espèces de chacun des contingents faunistiques définis en Côte d'Ivoire (atypique) présentes également dans chacun des autres compartiments géographiques

TABLEAU X

Contribution des espèces de chacun des contingents faunistiques de Côte d'Ivoire à la faune des régions du domaine Atlantique tropical oriental (en pourcentage)

Contribution of the species belonging to each faunistical community of the Ivory Coast to the fauna of the zones of the eastern tropical Atlantic (in percentages)

Etages	Régions			
	Externe	Alternance	Tropical atypique	Tropical typique
Infralittoral	47	60	100	60
Circalittoral côtier	51	60	100	58
Circalittoral du large	74	73	100	65
Bathylittoral	76	57	100	62
Marge externe	53	27	100	47

(tropical externe, alternance, typique). Ces nombres n'ont aucune valeur statistique car, en toute rigueur, il n'est pas possible de donner la même signification à des données récoltées selon le cas et les régions à l'aide d'engins et de méthodes très divers. Il n'est question que de mettre en évidence des tendances, si elles existent, en se gardant de considérer les conclusions comme définitives.

On est d'abord frappé par la faible affinité apparente de la faune de la marge continentale de Côte d'Ivoire avec celle des autres régions. En fait, il est possible, qu'à ce niveau, l'échantillonnage reste médiocre dans le golfe de Guinée, avec un nombre de prélèvements vers 200 m beaucoup plus faible que sur le plateau. La même remarque concerne peut-être la faune bathylittorale dans le tropical typique et l'alternance mais à un moindre degré.

Cela dit on peut tirer deux conclusions de l'examen du tableau X :

— une plus grande homogénéité des faunes apparaît dans les niveaux inférieurs (circalittoral du large et bathylittoral);

— une plus grande affinité des contingents superficiels est observée pour les zones typiques et d'alternance que pour le tropical externe (mise en évidence encore une fois du rôle des fronts du cap Blanc et du cap Frio).

On aurait pu s'attendre à une meilleure représentation des contingents de l'infralittoral et du circalittoral côtier de Côte d'Ivoire dans l'alternance où les conditions climatiques superficielles sont plus voisines que dans le tropical typique; en fait deux phénomènes déjà signalés interviennent, qui apparaissent ainsi

d'importance sensiblement égale : à savoir que certaines espèces évitent les eaux chaudes et peu salées et ne sont pas présentes dans le tropical typique (*Audouinia semicincla*, *Nephtys hombergii*, *Amaeana accraensis*) et que d'autres à tendance sténotherme ne supportent pas les variations saisonnières des zones d'alternance (*Euthalanessa vazensis*, *Sthenelais zonata*, *Disoma orissae* (tabl. IX)).

CONCLUSION

La distribution des organismes dans le milieu marin est étroitement liée à l'action des facteurs climatiques, comme le démontrent le développement de la notion d'étagement des peuplements, aussi bien que les études zoogéographiques. Comme le souligne PERES (1957), ces facteurs sont généralement étudiés à travers l'influence qu'ils exercent sur la faune et la flore dont la distribution est utilisée comme révélateur de leur incidence. L'analyse du gradient permet d'étudier la répartition des espèces par leur réaction individuelle à l'action des paramètres mesurés de l'environnement. Cette réaction est définie pour chaque espèce par sa valeur préférentielle (valeur centrale) et par son degré de tolérance (valeurs limites de la distribution) envers chaque facteur de l'environnement.

L'analyse de l'incidence du paramètre température moyenne annuelle sur la faune annélide récoltée en Côte d'Ivoire amène à proposer un système de zonation des unités cénotiques dans lequel les étages sont définis par leur composition faunistique (contingents d'espèces) et leurs limites thermiques. On

constate que les étages correspondent de façon plus générale à des strates bien caractérisées par des phénomènes hydrologiques essentiels : déplacements saisonniers des eaux chaudes et dessalées, oscillations journalières de la thermocline.

Ces phénomènes hydrologiques conduisent à une définition climatique des étages basée sur la période des variations thermiques qu'ils subissent : variations saisonnières et variations quotidiennes. Si dans le domaine Atlantique tempéré les variations à toutes périodes s'atténuent avec la profondeur (CHARDY et GLEMAREC, 1976), dans le domaine tropical stratifié les variations saisonnières s'estompent avec la profondeur alors que les variations quotidiennes s'accroissent jusqu'à la base de la thermocline (fig. 8).

Une approche similaire se référant principalement aux limites de répartition géographique des espèces et aux caractères climatiques des régions mises en évidence permet de proposer une esquisse zoogéographique pour les polychètes de l'Afrique occidentale. Les régions définies sont caractérisées par leur régime thermique lié à la frontologie et par leur faune annélide associée. Bien que l'analyse n'ait pu être réalisée de manière aussi rigoureuse que pour la répartition bathymétrique, trois types de régions climatiques sont distinguées à l'intérieur du domaine tropical. Ces régions sont définies par les temps d'action de températures critiques, dont l'importance a été démontrée par HALL (1964) et GLEMAREC (1978).

*Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.
le 1^{er} février 1984*

BIBLIOGRAPHIE

- AMOUREUX (L.), 1973. — Quelques annélides polychètes de l'Afrique occidentale et équatoriale. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Océanogr.*, 11 (1) : 41-65.
- AUGENER (H.), 1918. — Polychaeta. *Beitr. zur Kenn. Meeres Fauna West Africas*, 2 (2) : 1-625.
- BAILEY (H. P.), 1960. — A method of determining the warmth and temperateness of climate. *Geogr. Ann.*, 42 : 1, 16.
- BELLAN (G.), 1964. — Annélides polychètes. *Res. Sci. Camp. Calypso Atlantique 1960, Ann. Inst. Océanogr. Monaco*, 41 (6) : 301-314.
- BERRIT (G. R.), 1973. — Recherches hydroclimatiques dans les régions côtières de l'Atlantique oriental tropical. État des connaissances et perspectives. *Bull. Mus. nain. Hist. Nat. Paris, 3^e sér., Écol. gén.*, 4 (148) : 1-99. *Océanogr. trop.* 19 (1) : 3-24 (1984).
- BILYARD (G. R.) and CAREY (A. G.), 1979. — Distribution of western Beaufort sea polychaetous annelids. *Mar. Biol.*, 54 : 329-339.
- BRIGGS (J. C.), 1974. — Marine zoogeography, *Mc Graw-Hill*, 11 + 475 p.
- BUCHANAN (J. B.), 1958. — The bottom fauna communities across the continental shelf off Accra, Ghana (Gold Coast). *J. Afr. Zool.*, 130 : 1-57.
- CHARDY (P.) et GLEMAREC (M.), 1974. — Contribution au problème de l'étagement des communautés benthiques du plateau continental Nord Gascogne. *C. r. Acad. Sci. Paris*, 278 : 313-316.
- COLLIGNON (J.), 1957. — Préliminaires à une étude écologique de la baie de Pointe Noire. Répartition de quelques

- échinodermes caractéristiques. *Bull. I.E.C.*, 13-14 : 29-37.
- COLLIGNON (J.), 1960. — Observations faunistiques et écologiques sur les molluscs testacés de la baie de Pointe Noire. *Bull. I.F.A.N.*, 22 (2) : 411-464.
- DAY (J. H.), 1967. — A monograph of the polychaeta of Southern Africa. Part 1 : errantia ; part 2 : sedentaria. *Brit. Mus. Nat. Hist.*, 656 : 1-458, 459-878.
- EKMAN (S.), 1935. — Tiergeographie des Meeres. *Akad. Verlagsgesellsch. M.B.H., Leipzig*, 542 p.
- FAUVEL (P.), 1936. — Contribution à la faune des annélides polychètes du Maroc. *Mém. Soc. Sci. Nat. Maroc*, 43 : 1-143.
- FAUVEL (P.), 1950. — Contribution à la faune des annélides polychètes du Sénégal. *Bull. I.F.A.N.*, 12 (2) : 335-394.
- FAUVEL (P.), 1953. — Annélides polychètes non pélagiques. *Expéd. Océanogr. Belge Eaux Côt. Atl. Sud, Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique*, 4 (4) : 1-56.
- FAUVEL (P.) et RULLIER (F.), 1957 a. — Nouvelle contribution à la faune des annélides polychètes du Sénégal (première partie). *Bull. I.F.A.N.*, 19 (1) : 24-96.
- FAUVEL (P.) et RULLIER (F.), 1957 b. — Nouvelle contribution à la faune des annélides polychètes du Sénégal (deuxième note). *Bull. I.F.A.N.*, 19 (2) : 373-399.
- FAUVEL (P.) et RULLIER (F.), 1959 a. — Contribution à la faune des annélides polychètes du Sénégal et de Mauritanie (première partie). *Bull. I.F.A.N.*, 21 (2) : 477-533.
- FAUVEL (P.) et RULLIER (F.), 1959 b. — Contribution à la faune des annélides polychètes du Sénégal et de Mauritanie (deuxième note). *Bull. I.F.A.N.*, 21 (3) : 934-987.
- FAUVEL (P.) et RULLIER (F.), 1959 c. — Annélides polychètes. *Rés. Sci. Camp. Calypso golfe de Guinée. Ann. Inst. Océanogr. Monaco*, 37 (4) : 143-206.
- FOREST (J.), 1955. — Crustacés décapodes, Pagurides. *Expéd. Océanogr. Belge Eaux Côt. Atl. Sud, Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique*, 3 (4) : 23-162.
- FOREST (J.), 1959. — Introduction. I : Campagne de la Calypso dans le golfe de Guinée et aux îles Principe, São Thomé, Annobon (1956). *Rés. Sci. Camp. Calypso, Ann. Inst. Océanogr. Monaco*, 37 : 3-36.
- GLEMAREC (M.), 1969. — Les peuplements benthiques du plateau continental Nord Gascogne. *Thèse doctorat, Univ. Paris*, 167 p.
- GLEMAREC (M.), 1973. — The benthic communities of the european north Atlantic continental shelf. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., Barnes ed.*, 11 : 263-289.
- GLEMAREC (M.), 1978. — Distribution bathymétrique et latitudinale des bivalves du golfe de Gascogne. *Haliotis*, 9 : 23-32.
- GUY (A.), 1964. — Contribution à l'étude des annélides polychètes de la Côte d'Ivoire. *Rec. Trav. Sta. Mar. Endoume*, 34 (50) : 167-210.
- HALL (C. A.), 1964. — Shallow water marine climates and molluscs provinces. *Ecology*, 45 (2) : 226-234.
- HASTENRATH (S.) and LAMB (P. J.), 1977. — Heat budget atlas of the tropical Atlantic and eastern Pacific ocean. *Univ. Wisconsin Press*, 90 p.
- HOLTHUIS (L. B.), 1952. — Crustacés décapodes anomoures. *Expéd. Océanogr. Belge Eaux Côt. Atl. Sud, Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique*, 3 (2) : 1-88.
- INTES (A.) et LE LÆUFF (P.), 1975. — Les annélides polychètes de Côte d'Ivoire. I : Polychètes errantes, compte rendu systématique. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Océanogr.*, 13 (4) : 267-321.
- INTES (A.) et LE LÆUFF (P.), 1977. — Les annélides polychètes de Côte d'Ivoire. II : Polychètes sédentaires, compte rendu systématique. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Océanogr.*, 15 (3) : 215-249.
- INTES (A.), 1980. — Les annélides polychètes du golfe de Guinée central : Systématique, écologie, zoogéographie. *Thèse doctorat, Univ. Bretagne Occidentale*, 264 p.
- JELDES (F.) et LEFEVERE (S.), 1959. — Annélides polychètes non pélagiques. Deuxième note. *Expéd. Océanogr. Belge Eaux côt. Atl. Sud, Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique*, 4 (5) : 1-40.
- KINNE (O.), 1970. — Temperature. Invertebrates. *Marine ecology. Kinne ed., Wiley Intersc., London*, 1 (1) : 407-514.
- KIRKEGAARD (J. B.), 1959. — The polychaeta of west Africa. Part 1 : sedentary species. *Atlantide Rept*, 5 : 7-118.
- LAWSON (G. W.), 1955. — Rocky shore zonation in the british Cameroons. *J. west Africa Sci. Ass.*, 1 (2) : 78-88.
- LAWSON (G. W.), 1956. — Rocky shore zonation on the Gold Coast. *J. Ecol.*, 44 (1) : 153-170.
- LAWSON (G. W.), 1957. — Some features of the intertidal ecology of Sierra Leone. *J. west Africa Sci. Ass.*, 3 (2) : 166-174.
- LAWSON (G. W.), 1957. — Seasonal variation of intertidal zonation on the coast of Ghana in relation to tidal factors. *J. Ecol.*, 45 : 831-860.
- LAWSON (G. W.), 1966. — The littoral ecology of west Africa. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., Barnes ed.*, 4 : 405-448.
- LE LÆUFF (P.) et INTES (A.), 1968. — La faune benthique du plateau continental de Côte d'Ivoire. Récoltes au chalut : Abondance, répartition, variations saisonnières. *Doc. Sci. Prov. C.R.O. Abidjan*, 25 : 1-78.
- LE LÆUFF (P.) et INTES (A.), 1969. — Premières observations sur la faune benthique du plateau continental de Côte d'Ivoire. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Océanogr.*, 7 (4) : 61-66.

- LE LŒUFF (P.) et INTES (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 U.O.F., Nantes, fév. 1979*, 2 p.
- LONGHURST (A. R.), 1958. — An ecological survey of the west african marine benthos. *Fish. Publ., Col. Office, London*, 11 : 1-101.
- LONGHURST (A. R.), 1967. — Species assemblages of tropical demersal fish. *F.A.O. Fish. Rept*, 151 : 1-71.
- MARCHAL (E.), 1960. — Premières observations sur la répartition des organismes de la zone intercotidale de la région de Konakry, Guinée. *Bull. I.F.A.N.*, 22 (1) : 137-141.
- MAURIN (C.), 1968. — Écologie ichtyologique des fonds chalutables atlantiques de la baie ibéro-marocaine à la Mauritanie et de la méditerranée occidentale. *Rec. Trav. Inst. Pêches Maritimes*, 32 : 1-47.
- MOLANDER (A. R.), 1928. — Investigations into the vertical distribution of the fauna of the bottom deposits in the Gullmar fjord. *Svensk. Hydrog. Biol. Komm. Skr., N.S., Hydrog.*, 6 : 1-5.
- MONOD (T.), 1948. — Les côtes et les eaux littorales de l'A.O.F. In: *C. r. Conf. Pêche marit. Dakar (janv. 1948). Centr. Nat. Infor. Écon. Paris* : 62-79.
- MORLIÈRE (A.), 1970. — Les saisons marines devant Abidjan. *Doc. Sci. C.R.O. Abidjan*, 3 (2) : 1-30.
- NEWELL (R. C.) and BRANCH (G. M.), 1980. — The influence of temperature on the maintenance of metabolic energy balance in marine invertebrates. *Adv. Mar. Biol.*, 17 : 329-396.
- NICKLES (M.), 1950. — Mollusques testacés marins de la côte occidentale d'Afrique. *Lechevalier ed.*, Paris, 270 p.
- PARKER (R. H.), 1956. — Macroinvertebrate assemblages as indicators of sedimentary environments in east Mississippi delta region. *Bull. Amer. Soc. Petrol. Geol.*, 40 (2) : 193-211.
- PERES (J. M.), 1957. — Le problème de l'étagement des formations benthiques. *Rec. Trav. Sta. Mar. Endoume*, 21 (2) : 4-21.
- PERES (J. M.) et MOLINIER (R.), 1957. — Compte rendu du colloque tenu à Gênes par le comité du benthos de la commission internationale pour l'exploration scientifique de la mer Méditerranée. *Rec. Trav. Sta. Mar. Endoume*, 22 (13) : 5-15.
- PERES (J. M.) et PICARD (J.), 1959. — On the vertical distribution of benthic communities. *First. Intern. Oceanogr. Congress, New York (abstract)*.
- PICAUT (J.) and VERSTRAETE (J. M.), 1979. — Propagation of a 14.7 day wave along the northern coast of the Guinea gulf. *J. Phys. Oceanogr.*, 9 (1) : 136-149.
- POSTEL (E.), 1955. — Les faciès bionomiques des côtes de Guinée française. *Cons. Int. Perm. Expl. Mer.*, 137 : 5-6.
- POSTEL (E.), 1959. — Liste commentée des poissons signalés dans l'Atlantique tropico-oriental nord, du cap Spartel au cap Roxo, suivie d'un bref aperçu sur leur répartition bathymétrique et géographique. *Bull. Soc. Sci. Bretagne*, 34 (1 et 2) : 129-170, 34 (3 et 4) : 241-281.
- PRECHT (H.), CHRISTOPHERSEN (J.), HENSEL (H.) and LARCHER (W.), 1973. — Temperature and life. *Springler Verlag, Berlin*, 761 p.
- PROSSER (C. L.), 1973. — Comparative animal physiology. *Third ed., W. B. Saunders, Philadelphia*, 966 p.
- RULLIER (F.), 1964. — Contribution à la faune des annélides polychètes du Cameroun. *Bull. I.F.A.N.*, 26 : 1071-1102.
- RULLIER (F.), 1965. — Contribution à la faune des annélides polychètes du Dahomey et du Togo. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 3 (3) : 5-66.
- RULLIER (F.) et AMOUREUX (L.), 1969. — Nouvelle contribution à la faune des annélides polychètes du Maroc. *Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc*, 49 : 109-142.
- SANDERS (H. L.), 1965. — Time, latitude and structure of marine benthic communities. *Woods Hole Oceanogr. Inst. Cont.* 1557 : 83-86.
- SANDERS (H. L.), 1969. — Benthic marine diversity and the stability time hypothesis. *Brookhaven symp. Biol.*, 22 : 71-81.
- SOURIE (R.), 1954 a. — Étude écologique sommaire des fonds sableux en baie de Dakar. *Ann. Écol. Sup. Sci. Dakar*, 1 : 141-155.
- SOURIE (R.), 1954 b. — Contribution à l'étude écologique des côtes rocheuses du Sénégal. *Mém. I.F.A.N.*, 38, 329 pp.
- TEBBLE (N.), 1955. — The polychaeta fauna of the Gold Coast. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. London*, 3 (2) : 61-148.
- USHAKOV (P. V.), 1970. — Observations sur la répartition de la faune benthique du littoral guinéen. *Cah. Biol. Mar.*, 11 (4) : 435-458.
- 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.
- ZENKEVITCH (L. A.), 1956. — *Moria S.S.S.R. Ik fauna i flora, Moscou*, 424 p.
- ZENKEVITCH (L. A.) and BROTSKY (V.), 1939. — Ecological depth temperature areas of benthos mass form of the Barents sea. *Ecology*, 20 : 569-576.
- ZERNOV (S. A.), 1949. — General hydrobiology. — 2nd edition. *Moscou-Leningrad Akad. Sci.*, 587 p.