



HAL
open science

**BIONOMIE ET ÉCOLOGIE DES PEUPELEMENTS DES
SUBSTRATS MEUBLES D'UN ESTUAIRE ATLANTIQUE
MAROCAIN : L'ESTUAIRE DU BOU REGREG. II. -UNITÉS
INDICATRICES PEU LIÉES A L'ÉTAGEMENT, OU
MÉDIOLITTORALES**

B Elkaim

► **To cite this version:**

B Elkaim. BIONOMIE ET ÉCOLOGIE DES PEUPELEMENTS DES SUBSTRATS MEUBLES D'UN ESTUAIRE ATLANTIQUE MAROCAIN : L'ESTUAIRE DU BOU REGREG. II. -UNITÉS INDICATRICES PEU LIÉES A L'ÉTAGEMENT, OU MÉDIOLITTORALES. *Vie et Milieu*, 1976, XXVI, pp.199 - 241. <hal-02990920>

HAL Id: hal-02990920

<https://hal.science/hal-02990920v1>

Submitted on 5 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire HAL, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

BIONOMIE ET ÉCOLOGIE
DES PEUPELEMENTS DES SUBSTRATS MEUBLES
D'UN ESTUAIRE ATLANTIQUE MAROCAIN :
L'ESTUAIRE DU BOU REGREG.
II. — UNITÉS INDICATRICES PEU LIÉES A L'ÉTAGEMENT,
OU MÉDIOLITTORALES

par B. ELKAIM

Laboratoire d'Evolution des Etres organisés, 105, boulevard Raspail
75006 Paris

ABSTRACT

In this article, I studied the mediolittoral units, differentiated according to a methodology which has been reported in a previous article.

Among the sand dwelling indicatory units, common in the marine environment, the sands with *Haustorius arenarius* and the sands with *Nerine cirratulus* are their representatives in the estuary, while the consolidated sediments with *Uca tangeri*, the muddy sands with *Corophium volutator*, the muds of the micro cliffs with *Paragnathia formica*, the muddy sands and the muds with *Spartina marina* characterize the indicatory units of compact sediments which are eurhyaline and non-tolerant to wave actions. As for the infralittoral units, the localization, the ecological conditions, the composition of the counted species in space and time as well as the stability of the biotope and the accompanying fauna of each unit have been followed and analyzed. Furthermore, a synecological interpretation is given, based on the analysis of the ecological conditions and on the accompanying fauna of each unit.

Cet article est le second d'une série de trois articles dont le premier a été publié dans le bulletin précédent.

Cet ensemble de trois articles correspond à un chapitre d'une thèse de Doctorat présentée en deux parties (ELKAIM, 1972 et 1974).

Les aires susceptibles d'être caractérisées par des unités indicatrices, peu liées à l'étagement ou médiolittorales, se situent exclusivement dans la zone intertidale.

Les unités peu liées à l'étagement se localisent à des niveaux divers, en fonction des conditions écologiques principales : hydrodynamisme interstitiel ou consolidation des sédiments.

Les unités médiolittorales se localisent suivant leurs affinités écologiques à des niveaux correspondant à des sédiments sableux essorés ou à des sédiments compacts renfermant à basse mer une proportion non négligeable d'air.

J'ai identifié six unités indicatrices :

— Les deux premières sont définies par des groupes indicateurs sabulicoles communs au milieu marin (ces unités supportent ici une dessalure) ; ces unités sont monospécifiques et sont représentées par :

les sables bien irrigués à *Haustorius arenarius* (peu liée à l'étagement),

les sables essorés à *Nerine cirratulus* (médiolittoral).

— Les quatre autres sont définies par des groupes indicateurs de sédiments compacts euryhalins, non tolérants à un hydrodynamisme de houle ; ces unités sont monospécifiques et sont représentées par :

les sédiments consolidés à *Uca tangeri* (peu liée à l'étagement),

les sables et sables vaseux

à *Corophium volutator*

les vases à *Paragnatia formica*
des microfalaises

les vases à *Spartina maritima*

} — médiolittorales,

Ces unités ont été réunies en raison de leurs affinités générales communes. Dans l'analyse écologique des peuplements, je discuterai de leur signification d'un point de vue synécologique.

I. — UNITÉS INDICATRICES SABULICOLES
COMMUNES AU MILIEU MARIN :
LES SABLES BIEN IRRIGUÉS A *HAUSTORIUS ARENARIUS*
LES SABLES ESSORÉS A *NERINE CIRRATULUS*

1. LES SABLES BIEN IRRIGUÉS A *Haustorius arenarius*.

A. *Localisation* (Fig. 1).

Les sables à *H. arenarius* ont une localisation restreinte : début du secteur à influence marine, principalement sur la rive gauche (limites de la répartition horizontale : en-deçà des Oudaïas et des Barcassiers). Ces sables sont donc soumis, à pleine mer, à un hydrodynamisme superficiel non négligeable. Leur répartition verticale débute aux cotes 0,9 - 1,20 m et culmine à 2,30 - 2,50 m environ proche du niveau moyen (horizon de résurgence situé à 2,10 - 2,30 m) ; ces sables occupent ainsi une grande partie de la zone saturée et de la zone de résurgence ; en amont de l'horizon de résurgence, les individus ont été récoltés en profondeur, à des niveaux où la nappe interstitielle est proche de 10 - 15 cm environ ; la position de l'horizon de résurgence est assez stable durant les marées des divers cycles de vives eaux et mortes eaux, ce qui pourrait expliquer la limite supérieure d'*Haustorius* proche de cet horizon (d'après la terminologie de SALVAT, 1962 et 1967, ces aires s'étendraient dans la zone de saturation et dans la zone de résurgence).

Les sables à *H. arenarius* se découvrent sur une distance de 80 m au maximum ; à leur partie inférieure, ils sont limités par une microfalaise de basse mer à pente raide surplombant le chenal principal ; les sables de ces bas niveaux sont riches en débris coquilliers grossiers.

La délamination de la zone inférieure des aires à *H. arenarius* est concomitante à la pénétration de l'espèce dans l'estuaire. Vers le haut des plages, ces aires passent rapidement aux sables à *Nerine cirratulus*.

Autres habitats de *H. arenarius*.

En dehors des aires qu'il caractérise, *H. arenarius* se localise sur les plages du secteur marin ; l'espèce, peu abondante (maximum 4 individus pour 0,25 m²), a une répartition en taches, comparable à celle d'autres espèces intertidales (*Eurydice pulchra* - *Sphaero-*

ma weilli...). Sa répartition verticale diffère sur les deux plages. A Salé, elle s'étend surtout au niveau des sables saturés et des sables de l'horizon de résurgence (maximum d'abondance et de présence). A Rabat, elle se localise essentiellement aux sables de l'horizon de résurgence et, de manière inconstante, dans les sables essorés (nombreux jeunes) ; ces répartitions ne sont que l'expression d'une différence de circulation interstitielle liée ici à la topographie de ces estrans. A la plage de Rabat, découvrant à basse mer un estran de 240 m à pente faible, la rupture de pente du talus est à + 3,40 m environ, la position de l'horizon de résurgence variable durant la marée est de 1,60 à 2 m. A la plage de Salé, découvrant un estran de 100 m, à pente assez forte, la rupture de pente du talus est à la cote 3 m, la position de l'horizon de résurgence, assez stable, se situe entre 1,9 - 2,10 m (voir figures hors texte).

Signalons également la récolte exceptionnelle de cette espèce dans les sables du chenal, du début du secteur à influence marine, à des profondeurs de 4 à 8 m à pleine mer ; le nombre d'individus récoltés ne dépasse pas 6 individus/40 dm³ et n'est pas comparable à celui mentionné par MOVAGHAR (1964) lors de récoltes effectuées dans l'estuaire de l'Elbe : 470 individus/m² recueillis entre 3 et 20 m.

B. Conditions écologiques.

Ces conditions sont exposées dans le tableau I.

C. Composition faunistique.

Elle est exposée dans le tableau I h.-t.. Je donne le recensement du peuplement des sables à *H. arenarius* dans le secteur à influence marine, dans une station typique.

D. Stabilité.

Les sables à *H. arenarius* se caractérisent par :

— une instabilité de leur aire de répartition et de leur peuplement ; l'arrivée d'éléments fins défavorables à la circulation interstitielle, les dessalures extrêmes (fin octobre 1965 - crue de février 1968 - crue de janvier 1970) accompagnées de modifications notables des sédiments en place (dépôt de sables fluviatiles, dépôt de sables vaseux aux bas niveaux, enrichissement pélagique des sables des niveaux élevés) sont les causes principales de la disparition ou de la réduction des aires à *H. arenarius*. Dans la figure 2, j'ai montré l'évolution de la granulométrie des bas niveaux entraînant une diminution du nombre d'*H. arenarius* pour des proportions

TABLEAU I
Conditions écologiques des aires à *Haustorius arenarius*.

Granulométrie (voir fig. 2)	Sables fins dominants (91 – 97 % compris entre 0,1 et 0,5 mm) Médiane 0,16 à 0,32 mm. Moyenne 0,17 à 0,29 mm. Classement 0,41 à 0,64 (Bien – A Bien classé) Pélites 1 à 2,5 % pouvant atteindre exceptionnellement 7,5 %.
Carbonates	36 à 42 % (origine organique).
Porosité	33 à 36 % mais accroissement à 45 % peu après le flot (oxygénation de la strate superficielle).
Teneur en air	A l'exception des plus hauts niveaux (18 à 20 % d'air) les teneurs oscillent entre 0 et 4,4 %.
Matière organique (moyenne)	C% organique 0,087 N% organique 0,034
Salinité des eaux interstitielles)	Stabilité des aires pour des salinités minimales de 10 g/l aux bas niveaux (émersion d'une heure par cycle de marée) et de 15 – 20 g/l aux niveaux élevés (environ 6 h 30 mn par cycle de marée)
Oxygénation	Variable mais relativement élevée 3,2 à 6,6 mg/l.

Remarques sur les conditions édaphiques physiques.

Ces conditions ne présentent pas toujours les caractéristiques typiques des sables favorables à une abondance d'*H. arenarius* (rétention porale possible) ; ces conditions demeurent propices à l'installation de l'espèce et à une relative abondance : maximum de 33 individus pour 0,25 m², abondance moyenne sur huit prélèvements : 16 individus environ. Il est probable que la circulation de la nappe interstitielle favorisée par la forte pente des bas niveaux (pente de 8 à 10 %) de la microfalaise, contribue à un drainage des éléments fins ; rappelons en effet que la topographie de l'estran, le déséquilibre entre le plan d'eau de marée et le plan d'eau de la nappe interstitielle sont importants à considérer pour de bonnes conditions hydrodynamiques interstitielles, indépendamment des propriétés spécifiques du substrat sableux. En outre, dans les aires à *H. arenarius*, l'action hydrodynamique superficielle permet un remaniement des sables et une aération (sables clairs non réduits), ce qui contribue à éviter un colmatage des sables en présence d'éléments fins : la strate superficielle respire et s'oxygène.

Ainsi, les sables à *H. arenarius* sont des sables bien drainés.

SALVAT (1967) a montré que « la répartition verticale de l'Amphipode fouisseur est dominée par l'exigence éthologique et écologique des conditions hydrodynamiques interstitielles » (animal filtreur de matière organique).

Il est aussi significatif que cette espèce soit abondante (comme *Sphaeroma weilli*) dans les sables saturés près des épis rocheux qui constituent un écotope favorable à une zone d'écoulement.

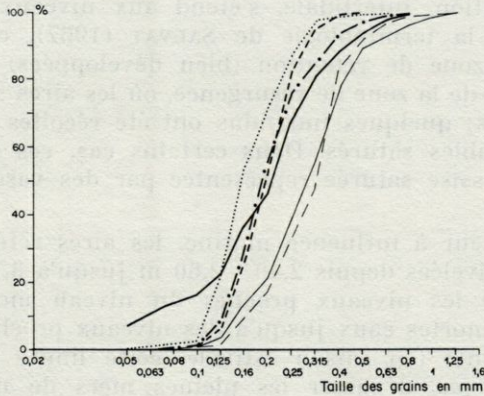


FIG. 2. — Courbes granulométriques des sédiments à *Haustorius arenarius*.

d'éléments inférieurs à 0,1 mm : 16 % et inférieurs à 0,05 mm : 7,7 %. Courbe en trait plein.

L'action hydrodynamique superficielle n'étant jamais violente, elle n'intervient en aucune façon dans la disparition de l'espèce; son action est au contraire bénéfique pour la réinstallation d'*H. arenarius* et des espèces accompagnatrices en lessivant les éléments fins.

H. arenarius ne disparaît jamais totalement de l'estuaire, mais sa répartition se limite à des taches localisées en arrière des plages de Rabat-Salé ou sur ces plages. La réinstallation des aires à *H. arenarius* s'effectue de manière régulière, à des périodes variables suivant les années.

— Une extrême pauvreté du peuplement temporaire succédant au peuplement habituel et régulier, recensé dans les aires; les espèces euryhalines significatives d'une dessalure dominante dans l'estuaire sont récoltées après des conditions extrêmes de dessalure : *Nereis diversicolor* (5 à 10 individus pour 0,25 m²), *Alkmaria romijni* (6 individus), *Capitella capitata* (2 individus), *Cyathura carinata* (1 individu), *Corophium orientale* (3 individus).

2. LES SABLES ESSORÉS A *Nerine cirratulus*.

A. Localisation (Fig. 1).

Les sables à *N. cirratulus* se localisent dans les secteurs marins et à influence marine (à l'exception des plages des Barcassiers); c'est dans ce dernier secteur que l'abondance est maximale : 320-396 individus pour 0,25 m² à la plage des Oudaïas.

Leur répartition, intertidale, s'étend aux niveaux des sables essorés. D'après la terminologie de SALVAT (1967), ces aires se situent dans la zone de rétention (bien développées) et dans la partie supérieure de la zone de résurgence, où les aires sont plus ou moins délaminiées; quelques individus ont été récoltés sporadiquement dans les sables saturés. Dans certains cas, ces sables reposaient sur une assise saturée représentée par des vases à *Scrobicularia*.

Dans le secteur à influence marine, les aires référables à *N. cirratulus* sont nivelées depuis 2,40 - 2,60 m jusqu'à 3,10 - 3,30 m, c'est-à-dire entre les niveaux proches du niveau moyen et des pleines mers de mortes eaux jusqu'à des niveaux proches des pleines mers moyennes (en saison estivale, cette limite semble être inférieure et ne pas dépasser les pleines mers de mortes eaux moyennes). A la plage des Oudaïas, la position topographique de ces aires s'est modifiée parallèlement au profil et à la granulométrie des sédiments des plages. En septembre 1963, les aires à *N. cirratulus* se localisaient depuis la limite inférieure du talus jusqu'à un niveau proche de l'horizon de résurgence (zone essorée et partie supérieure de la zone de résurgence, perdant son eau de gravité au cours de l'émersion). En avril 1966, ces aires se limitaient à la partie inférieure du talus (zone essorée).

Dans le secteur marin, les sables à *Nerine cirratulus* ont une position verticale bien délimitée. A Salé, ces aires se localisent dans la partie inférieure du talus et dans la partie de l'estran à déclivité moins forte qui lui fait suite jusqu'à un niveau proche de l'horizon de résurgence (voir article I, Fig. h.t.). A Rabat, ces aires sont localisées en-dessous du talus et n'occupent que les sables très essorés (1 à 2 individus sont récoltés à des niveaux près de l'horizon de résurgence) (voir Fig. h.t.).

Ainsi, les sables à *N. cirratulus* se situent topographiquement entre les sables à *Haustorius arenarius* et les sables à *Talorchestia spinifera*. Sur les plages du secteur à influence marine (rive droite), ces trois unités sont plus ou moins bien imbriquées; sur la rive gauche du même secteur, les sables à *N. cirratulus* passent aux niveaux inférieurs soit aux sables à *Cardium edule*, soit aux sables vaseux et vases à *Scrobicularia plana*. Sur les plages du secteur marin, les sables à *N. cirratulus* passent aux niveaux supérieurs aux sables à *Tylos latreilli* dont l'aire de répartition est nettement distincte.

Autres habitats de *N. cirratulus*.

En dehors des aires qu'il caractérise, *N. cirratulus* n'a été recensé que dans les sables essorés de la plage des Barcassiers, durant les périodes d'ensablement (quelques individus).

TABLEAU II
Conditions écologiques des aires à *Nerine cirratulus*.

Granulométrie (voir fig. 3).	Sables fins dominants (82, 7 à 97 % compris entre 0,1 et 0,5 mm) Médiane 0,17 à 0,35 mm. Moyenne 0,19 à 0,33 mm. Classement 0,4 à 0,8 (Bien et A Bien classés) Sables bimodaux caractéristiques ou présentant un palier pour trois ou deux maxima pondéraux (0,125 à 0,16 mm – 0,2 à 0,25 mm – 0,315 à 0,4 mm) Différences avec les sables à <i>Haustorius</i> : phase supérieure à 0,5 mm plus importante (0,5 à 17,1 %), valeurs plus élevées de la médiane et la moyenne.
Carbonates	40 à 44 % (origine organique)
Porosité	38 à 43 % (sédiments peu tassés et quelquefois alvéolaires)
Teneur en air	12 à 32 % (sables essorés)
Matière organique	C % : 0,11 N % : 0,029 } Pauvreté
PH	7,6 à 8
Salinité des eaux interstitielles	Espèces euryhaline. Salinité minimale de 15 – 20 g/l de manière continue ou de 15 g/l de manière temporaire. Cette variabilité de la salinité n'entraîne pas de diminution d'abondance (392 individus pour 0,25 m ²).

Remarque sur la teneur en matière organique.

Ces valeurs, au moins pour le carbone organique, sont à la limite des minimales exigées pour des densités importantes ; d'après AMOUREUX (1966) « les densités importantes de l'Annélide ne se rencontrent pas en dessous de 0,25 % de matière organique » ; les valeurs en carbone organique sont ici proches de celles mentionnées par RULLIER (1959) dans l'aber de Roscoff : 0,132 % ; mais celles en azote organique trouvées dans les sables de l'estuaire sont deux fois plus fortes. Si l'on s'en tient aux valeurs du carbone organique dont la signification a été contestée par plusieurs chercheurs, les sables à *N. cirratulus* ne sont pas riches en matière organique. Les densités maximales, trouvées dans les sables, appartiennent aux sédiments situés au voisinage de zones à microflore bactérienne très développée : 1 à 10 millions de germes par litre dans les eaux de ruissellement de la plage des Oudaïas. Espèce errante, microphage, elle sélectionne ses particules alimentaires. GRAY (1971) a montré l'existence de fortes densités de populations de *Scolelepis ciliata* dans les sables à faible teneur en matière organique ; il explique cette forte densité par la microflore bactérienne importante dans la nutrition de l'espèce. Dans l'estuaire, l'abondance maximale de *N. cirratulus* pourrait s'expliquer par le développement optimal de la microflore bactérienne.

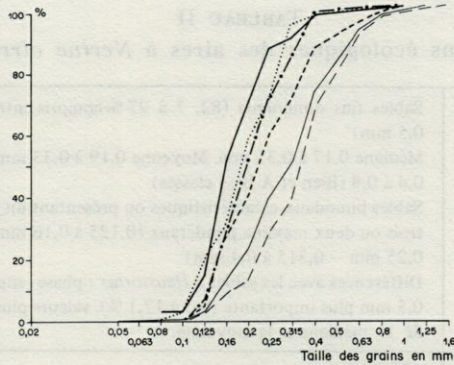


FIG. 3. — Courbes granulométriques des sédiments à *Nerine cirratulus*.

B. Conditions écologiques.

Ces conditions sont exposées dans le tableau II.

C. Composition faunistique.

Elle est exposée dans le tableau II h.t. Je donne le recensement du peuplement des sables à *N. cirratulus* dans le secteur marin (deux stations) et dans le secteur à influence marine (une station).

D. Stabilité.

Les sables à *N. cirratulus* se caractérisent par :

— une stabilité de l'aire de répartition de cette espèce à l'exception des périodes de dessalure extrême. Les observations continues dans le temps ont révélé l'existence de faibles variations de la granulométrie de ces sables, en raison de la position hypsométrique des niveaux où vit *N. cirratulus* (fraction pélitique : 4 % en surface au maximum). Les phénomènes d'ensablement et les modifications du profil des plages entraînent temporairement une large dispersion des populations ; l'hydrodynamisme régnant dans le secteur marin n'atteint pas un degré de violence comme sur le littoral en mer ouverte, et ne provoque pas l'élimination de l'espèce, comme sur la côte des Landes (LAGARDÈRE, 1966). En période de dessalure extrême, la stratification densimétrique des eaux est marquée ; de ce fait les niveaux correspondant aux sables à *N. cirratulus*, notamment au cours du cycle de mortes eaux et moyennes eaux, sont recouverts par des eaux de faible salinité (il est vraisemblable que la nappe phréatique continentale intervient dans la diminution de la salinité) : il en résulte soit une disparition totale de l'espèce, soit une fuite et une installation au moins tempo-

raire dans des aires à salinité tolérable. Un tel processus a été observé après la crue de 1970 à la plage de Salé où l'espèce, en nombre faible, se localisait dans les sables saturés (imprécision des étages - réaction individuelle des espèces) ;

— une extrême pauvreté des espèces ou une absence totale de peuplement temporaire, succédant au peuplement habituel et régulier ; dans le secteur à influence marine, les sables à *N. cirratulus* évoluent en sables à *Nereis diversicolor*, significatif d'une forte dessalure à ces niveaux ; dans le secteur marin, ces sables sont soit dépeuplés, soit peuplés d'espèces les plus euryhalines habituellement recensées dans les sables à *N. cirratulus* (*Bathyporeia pilosa* - *Eurydice pulchra* par exemple).

3. ANALYSE DES CONDITIONS ÉCOLOGIQUES ET DES PEUPELEMENTS.

A. Conditions écologiques.

Les unités caractérisées par *Haustorius arenarius* et *N. cirratulus* présentent en commun une localisation intertidale et un substrat sableux ; leur localisation circonscrite au secteur marin et au secteur à influence marine est conforme à leurs exigences écologiques.

L'unité à *Haustorius arenarius* caractérise des sables fins propres, à éléments pélitiques faibles ou absents, et bien irrigués (hydrodynamisme interstitiel optimal) dans des conditions de salinité normale ou de faible dessalure (supérieure à 15-20 g/l) ; ces sables saturés ou faiblement essorés dans la partie supérieure des aires témoignent de conditions en grande partie infralittorales de cette unité ; celle-ci est imbriquée avec l'unité à *N. cirratulus*, notamment dans le secteur à influence marine.

L'unité définie par *N. cirratulus* (espèce de conditions écologiques bien tranchées) caractérise des sables fins dominants (0,1 à 0,4 mm) à éléments pélitiques faibles ou absents, bien essorés et des conditions de salinité normales ou de faible dessalure (supérieure à 15-20 g/l).

B. Peuplement.

La faune accompagnatrice, recensée dans les aires de ces unités est pauvre ; dans les sables à *Haustorius arenarius* (25 espèces), les espèces à large répartition bathymétrique déjà présentes dans les sables à *Donax* dominant encore (19 espèces pour 4 espèces intertidales) et témoignent ainsi de conditions d'humectation encore tolérables ; dans les sables à *N. cirratulus* (15 espèces) l'appauvrissement est parallèle à la disparition des espèces à large répartition

bathymétrique (7 espèces intertidales dont 4 communes avec l'unité précédente).

Ainsi, à l'exception de trois espèces : *Ophelia bicornis* - *Eurydice affinis* - *Talorchestia spinifera* (supralittorale « accidentelle »), la faune ne montre pas de changement net d'une unité à l'autre ; on constate essentiellement un appauvrissement graduel en relation avec les conditions d'humectation : fort essorage.

Les unités à *Haustorius arenarius* et *N. cirratulus* se distribuent altitudinalement et linéairement dans des aires plus ou moins bien délimitées, aires généralement imbriquées mais dont aucune limite supérieure verticale et horizontale ne leur est commune ; leur prépondérance quantitative reflète des conditions d'habitat optimales en relation avec une signification écologique précise : irrigation et fort essorage. *Dans le cas présent, ces unités peuvent être considérées, soit comme des peuplements intertidaux sabulicoles marins imbriqués au sein d'un « continuum à facettes » à signification édaphique (hydrodynamisme) et climacique (essorage), à mi-chemin entre un groupement et un continuum (GODRON, 1967), soit comme des faciès d'un groupement intertidal sabulicole marin diversifié selon l'action linéaire et verticale d'un gradient édaphique (ces espèces indicatrices ne présentent aucun lien d'interdépendance).*

Outre ces conclusions, on soulignera :

— l'existence d'un stock d'espèces intertidales, soit communes à ces unités : *Eurydice pulchra* - *Sphaeroma weilli* - *Bathyporeia pilosa*, soit spécifiques à l'une d'elles : *Ophelia bicornis* - *Eurydice affinis* ; ces espèces intertidales (au cours de leur phase benthique) présentent une répartition précise dans l'estuaire.

II. — UNITÉS INDICATRICES DE SÉDIMENTS COMPACTS, EURYHALINES,

NON TOLÉRANTES A UN HYDRODYNAMISME DE HOULE :
LES SÉDIMENTS CONSOLIDÉS A *UCA TANGERI*,
LES SABLES VASEUX ET VASES A *COROPHIUM VOLUTATOR*,
LES VASES A *PARAGNATIA FORMICA* DES MICROFALAISES,
LES VASES A *SPARTINA MARITIMA* (ÉPIFLORE)

1. LES SÉDIMENTS CONSOLIDÉS ET NUS A *Uca tangeri*.

Je considère les aires nues où cette espèce constitue un peuplement dense et dans lesquelles la faune d'accompagnement est

réduite. Outre ces aires, *Uca tangeri*, espèce vagile effectuant des migrations régulières, colonise d'autres territoires.

A. Localisation (Fig. 1).

Les aires stables à *U. tangeri* se situent dans le secteur fluvio-marine depuis le marais du pont Hassan II, jusqu'au marais du Douar Doum. Ces aires s'étendent sporadiquement dans le secteur à influence marine : exemple en 1970 et 1971, à la plage des Barcassiers, d'une succession du peuplement à *Corophium volutator* à un peuplement à *U. tangeri* dans les mêmes aires. Signalons que les premiers individus sont recensés à la plage des Oudaïas dans des sables à des niveaux variables et les derniers individus à une station située à 12 km de l'embouchure (en période d'étiage).

Verticalement, les aires à *U. tangeri* font suite à celles à *Scrobicularia plana* ; ce passage entre ces unités est bien délimité ou s'effectue de manière plus ou moins nette suivant les stations et suivant les saisons. Ces aires culminent aux niveaux délimités par les sédiments compacts à *Salicornia perennis* ou *Halimione portulacoides*, ainsi qu'à la base des microfalaises à *Paragnatia formica*.

Les aires à *U. tangeri* évoluent dans le temps au profit des aires à *Spartina maritima*, *U. tangeri* jouant le rôle d'espèce pionnière. D'une année à l'autre, on peut observer de telles modifications (évolutions de vases à *Scrobicularia* en vases à *U. tangeri*...) dont quelques îlots témoins soulignent cette réduction progressive d'anciennes aires nues à *U. tangeri*.

Répartition hypsométrique, année 1970.

J'ai nivelé divers habitats où *U. tangeri* forme des populations denses ; le nivellement de ces habitats permettra de dégager des informations concernant les conditions recherchées par l'espèce.

Les aires nues et consolidées à *Uca tangeri* s'étendent entre les cotes extrêmes 2,30 et 3,50 m ; l'instabilité d'*Uca tangeri* au-dessus de la limite supérieure est nette en période estivale.

Ces aires ne sont donc pas soumises à des immersions quotidiennes et se localisent dans une frange intertidale où la fréquence d'immersion n'est pas très irrégulière (voir tableau VII h.t., et première partie, chapitre marée, avec réserves habituelles pour le phénomène marégraphique dans les différentes stations). En général, les aires à *Uca tangeri* s'étendent sur des territoires habituellement occupés ou envahis par *Spartina maritima*, absente pour diverses raisons : compacité du substrat, degré de consolidation, vitesse des courants ?

En dehors de ces aires typiques où *Uca tangeri* est considérée comme une espèce indicatrice, les populations de cette espèce sont recensées en période humide, jusqu'à la limite intertidale avec un maximum dans les aires à *Salicornia perennis* ou *Halimione portulacoides*. En période estivale et notamment au cours du cycle de mortes eaux, cette limite verticale s'abaisse (pont de Meknès, limite : 3,50 m environ) ; en outre, les individus sont nombreux dans la slikke, soumise régulièrement aux immersions, l'espèce étant absente dans les vases molles ou les sables thixotropiques.

Cette large répartition verticale montre que l'espèce recherche surtout un substrat consolidé, même si cette propriété physique ne caractérise pas la couche superficielle : l'aménagement des terriers est une des conditions de son installation nécessitant un sédiment cohérent et consolidé.

Uca tangeri est une espèce pionnière des « sols bruts » à structure massive, litée ou non (stratification des lits de 1 à 2 cm ou 5 cm). Dans certains sédiments, les couches sont de texture différente reflétant des conditions diverses de dépôt : sable de crue, strate d'éléments fins pélitiques « argileux » de période calme... ; les strates d'éléments fins se délimitent au niveau des strates sableuses.

En fait, la vagilité de cette espèce et son enfouissement dans un terrier ne facilitent pas la recherche de son statut écologique vis-à-vis de l'humectation. Il est certain que ses déplacements sont dus en partie à des modifications physiologiques internes, notamment sa régulation thermique (JANSEN, 1970) ou la concentration des sels de l'hémolymphe (la teneur en chlorure augmente avec la durée d'émersion) ; cette régulation s'effectue par la recherche d'un microclimat favorable, associé à d'autres moyens comme le rejet d'écume ; il s'en suit, en période d'insolation, surtout en mortes eaux, un dépeuplement en *Uca tangeri* de hauts niveaux (1).

En outre, les individus se localisent, au moment de la pleine mer, dans des terriers de près d'un mètre de profondeur dont ils ferment l'entrée au moyen de boulettes de sédiments ; dans le terrier, l'espèce peut migrer en profondeur à des niveaux où le sédiment est humide ou même atteindre la nappe phréatique (mélange des eaux de l'estuaire et des eaux de la nappe continentale enrichie de sels au cours de sa progression). L'espèce se maintient ainsi dans des conditions d'humectation, suppléant à une réelle immersion (à pleine mer, il est facile de constater l'existence d'air dans ces terriers, aussi bien pour les individus situés à des bas

(1) L'élévation thermique associée à une saturation du degré hygrométrique des terriers peut également expliquer ces déplacements.

niveaux que pour ceux des niveaux supérieurs). Lors des basses mers, de jour comme de nuit, l'espèce sort de son terrier, ce qui lui permet une possibilité d'immersion, notamment dans les eaux des chenaux secondaires ; en période estivale (seuil léthal thermique plus élevé), les individus se laissent immerger par les eaux du flot.

D'après Nicou (1960), leur durée de vie émergée n'excède pas une journée, et en laboratoire, cette espèce meurt au bout de trois jours d'immersion totale. Ces résultats ne correspondent pas à ceux que j'ai trouvés ; de toute manière, sur le terrain, les conditions ambiantes modifient les conditions réelles d'immersion.

On retiendra que ces précisions écophysiologiques ne permettent pas de déterminer de manière précise un statut médiolittoral ou supralittoral de l'espèce.

B. Conditions écologiques.

Ces conditions écologiques sont exposées dans le tableau III.

C. Composition faunistique.

Elle est exposée dans le tableau III h.-t. Je donne le recensement du peuplement des sédiments consolidés et nus à *Uca tangeri* dans le secteur fluviomarin (5 stations — en majorité des vases sableuses, exceptionnellement des sables gris légèrement vaseux).

D. Stabilité.

Les aires à *Uca tangeri* se caractérisent par :

— une présence permanente dans le temps ; leur répartition horizontale subit dans le temps des modifications liées surtout à celles de la stabilité des sols (la salinité et la température interviennent également dans le contrôle de la répartition générale des populations). Depuis 1965, de vastes territoires nus : marais du Pont Hassan II — Barcassiers... ont été envahis par *Uca tangeri* ; l'extension de la répartition d'*Uca tangeri* semble s'accélérer ces dernières années ; de nombreuses aires à *Scrobicularia*, à *Corophium volutator*, ont été remplacées, notamment pour les premières lors de modifications physiographiques permettant une installation massive d'*Uca* qui participent eux-mêmes, par la suite, à l'exhaussement des aires à *Scrobicularia*. En période de crue, les aires à *Uca* ont une répartition très différente ; outre l'abaissement de salinité, toléré par l'espèce (5 g/l salinité minimale temporaire), l'espèce supporte ou échappe à des immersions de durée relativement longue, inhabituelle pour l'espèce : l'habitat est bien adapté

TABLEAU III
Conditions écologiques des aires à *Uca tangeri*.

Granulométrie	Sédiments variés : sables vaseux (14,5 % de pélites) à vases (86 % de pélites) Majorité des aires situées dans des sédiments à teneur élevée de pélites 33 à 86 % Hétérogénéité sédimentaire des sols à <i>Uca</i> Recherche d'un sédiment cohérent sur tout un profil vertical plus important qu'une granulométrie précise.
Carbonates	2 à 5 % (apport direct de calcium pour son métabolisme en avalant le sédiment).
Porosité (0 - 20 cm)	33 à 46 % (peu élevée pour ce type de sédiment fin : forte compacité)
Teneur en eau (0 - 60 cm)	Couche superficielle peu saturée : 24,8 % à 72,3 % Variable le long du profil vertical notamment sur les vingt premiers cm (influence du cycle marégraphique)
Volume en air (0 - 20 cm)	0 à 13,8 % (faible)
Durété du substrat	2,5 (surface) à 35 - 45 kg/cm ² (profondeur) : fermeté des sols à <i>Uca</i> liée à une structure massive (sols bruts). Pour les aires à <i>Scrobicularia</i> : 0,1 à 3,5 kg/cm ²
Température	34° (surface) et 24° (40 cm) pour le niveau hypsométrique 3,4 m. Dépeuplement des terriers pour une température de 41° (surface) et 29° (40 cm).
Matière organique (sédiments à pélites supérieures à 30 %)	C % organique : 0,9 } Teneur élevée sans être excessive N % organique : 0,17 } Aucune corrélation entre ces teneurs et le choix d'une localisation préférentielle de l'espèce.
Salinité des eaux	Stabilité des aires à <i>Uca</i> pour une salinité minimale de 5 g/l pour une immersion de six heures trente par cycle de marée, au niveau hypsométrique 2,3 m (lors de l'émersion, l'espèce peut équilibrer son milieu intérieur.) Concentration identique en chlorures du milieu intérieur pour des salinités extérieures de 8 à 41,2 g/l. En période d'étiage les aires à <i>Uca</i> ne dépassent pas des zones dont les eaux ont une salinité de 25 - 30 g/l (facteur limitant non déterminé).

Remarque.

Dans l'estuaire, les aires à *Uca tangeri* ne dépassent pas 7,6 km (marée du Douar Doum) ; à cette station *Uca tangeri* ne constitue pas de population dense ; pourtant en période d'étiage, la salinité des eaux recouvrantes atteint à pleine mer 30 g/l environ (les derniers individus sont recensés à 12 km de l'embouchure où la salinité des eaux recouvrantes atteint au maximum 25 g/l) ; en période de forte décharge fluviale, les aires à *Uca* se maintiennent dans des conditions de salinité minimale de 5 g/l environ (durée de ces conditions inférieure à six heures trente au niveau 2,30 m et deux heures vingt au niveau 3,50 m) ; il est vrai que lors de l'émersion, l'espèce peut équilibrer son milieu intérieur puisque la teneur en chlorure croît avec la durée d'émersion. L'absence d'aires à *Uca tangeri* ou de populations denses de cette espèce à partir du marais du Douar Doum doit être liée à un facteur limitant que je n'ai pu mettre en évidence.

pour des conditions défavorables (absence d'individus durant ces périodes aux bas niveaux de la slikke) ;

— un appauvrissement du peuplement primitif, en particulier dans les aires situées le long du chenal principal ; les espèces d'affinité terrestre et subterrestre sont éliminées : il y a translation verticale ; quelques espèces localisées aux niveaux inférieurs sont recensées : *Streblospio schrubsolei* - *Corophium orientale*, ou sont plus abondantes que de coutume : *Nereis diversicolor* - *Cyathura carinata* - *Hydrobia ulvae*. Il n'y a cependant pas pour les espèces des niveaux inférieurs un déplacement vertical généralisé et la présence d'espèces inhabituelles reste temporaire.

2. LES SABLES VASEUX ET VASES A *Corophium volutator*.

A. Localisation (Fig. 1).

Les aires à *C. volutator* sont de dimensions restreintes et sont très dispersées dans l'estuaire. Leur répartition horizontale s'étend principalement vers la fin du secteur à influence marine et dans le secteur fluviomarin. Les stations principales de ces aires sont : la plage des Barcassiers (aires limitées par les sables à *Talorchestia spinifera*), le début du marais Hassan II, au dessus de la microfalaise (aires limitées par les sédiments compacts à *Salicornia perennis* et réparties entre des touffes de spartines), le Pont Hassan II (aires limitées par des vases sableuses à *Uca tangeri*), le marais du Douar Doum (aires localisées en 1969, et limitées par des sédiments à faune pauvre ou absente, passant progressivement à des sédiments compacts à *Salicornia perennis*), la station à 11 km de l'embouchure sur la rive gauche (aires limitées par un abrupt envahi à sa base par *Paragnatia formica*). Cette dernière station représente la limite d'extension de ces aires ainsi que de l'espèce ; sporadiquement, des aires à *C. volutator* ont été observées à 11 km sur la rive droite. Après la crue de 1969, les aires à *C. volutator* ont régressé parallèlement à l'invasion d'*Uca tangeri* et de *Spartina maritima* (disparition des aires des premières stations).

Répartition hypsométrique.

La grande majorité des aires à *C. volutator* se situe dans une frange verticale empiétant légèrement dans la zone inondée à toutes les marées : 2,3 à 3,1 m ; ces aires culminent à des niveaux variables, toujours inférieurs au niveau des pleines mers moyennes. Cette position élevée de ces aires à texture sablo-vaseuse ou vaseuse (minimum de 14,6 % de pérites pour les aires situées au marais du Douar Doum) est reconnue comme caractéristique des sols à *C. volutator* (RULLIER, 1959 ; AMANIEU, 1967) ; on notera dans l'es-

tuaire, à la station 11 km de l'embouchure, rive droite, des sables gris à *C. volutator* (9,8 % de pélite et 12 % d'éléments inférieurs à 0,1 mm) localisés dans la zone inondée à toutes les marées : 2,25 à 6,63 m. Faut-il voir dans l'abaissement vertical de ces aires une influence de la texture entraînant une perméabilité accrue des sédiments et par suite un degré d'humectation juste tolérable au cours de l'émersion ?

L'amplitude maximale de ces aires est faible et ne dépasse pas 0,5 m.

Autres habitats de *C. volutator*.

L'espèce est recensée de manière variable et avec une faible abondance dans les microfalaises à *Paragnatia formica*, dans les chenaux secondaires (aires à *Uca tangeri*), dans les sédiments (à des niveaux élevés) servant de support aux épis rocheux, dans quelques aires à *Scrobicularia plana* (plage des Oudaïas en particulier). L'espèce est également présente dans les marais salants où sa disparition coïncide avec des salinités-températures trop élevées : 44,8 g/l et 35° en mai 1964 (MAC LUSKY, 1970, note des salinités tolérables pour 50 g/l) ; elle est observée exceptionnellement dans les petits étangs formés sur le schorre en voie d'évolution après une crue.

L'espèce n'a jamais été recensée dans le chenal principal.

B. Conditions écologiques.

Ces conditions sont exposées dans le tableau IV.

C. Composition faunistique.

Elle est exposée dans le tableau IV h.-t. Je donne le recensement des sables vaseux et vases à *C. volutator*, dans le secteur à influence marine (une station) et dans le secteur fluvio-marin (quatre stations).

D. Stabilité.

Les aires à *C. volutator* se caractérisent par :
 — une présence permanente dans l'estuaire ; leur répartition subit des modifications en relation avec le substrat et la salinité. Pour ce dernier facteur, seul un abaissement extrême entraîne une réduction de la répartition horizontale (la limite verticale de l'espèce peut être inhabituelle et temporaire après une crue : individus recensés dans les petits étangs établis dans le schorre en voie d'évolution). En outre, l'activité reproductrice étant continue,

TABLEAU IV
Conditions écologiques des aires à *Corophium volutator*.

Granulométrie (voir fig. 4)	Sables vaseux et vases. Majorité des sédiments à proportion relativement élevée de sables fins de 0,05 à 0,25 mm et présentant au minimum 87 % d'éléments inférieurs à 0,25 mm (sédiments formés d'une charpente homogène). Pélites de 9,8 à 72 % Hétérogénéité sédimentaire (microstratification : vases - sables particulaires - vases sableuses)
Carbonates	1,3 à 17,9 %
Teneur en eau (sédiments à pélites supérieures à 30 %)	43,5 - 66,5 % (surface) à 32,6 - 65 % (profondeur) : teneur variable en fonction du cycle marégraphique, de la période saisonnière, de la présence d'un recouvrement algal et de la granulométrie (dans le cas de microstratification, cette teneur est décroissante ou croissante en fonction de la taille des sédiments).
Teneur en air	9,5 à 17,5 % : les galeries ne sont pas saturées à basse mer.
Matière organique	C % organique : 0,56) N % organique : 0,11) Teneur élevée sans être excessive.
Salinité des eaux d'imbibition	Stabilité des aires pour des salinités de 5,2 g/l (strate superficielle) et 7,1 g/l (à 5 cm de profondeur) - Les températures respectives de ces strates sont 18 - 21° et 14 - 18° -. En période d'étiage après un cycle de mortes eaux, les aires extrêmes présentent des eaux de salinité 17,4 g/l (surface) à 16,8 g/l (à 10 cm) pour des températures respectives de 30° et 25 - 27° : pénétration limitée par un facteur non déterminé.

Remarque.

Les sédiments à *C. volutator* reflètent des exigences assez strictes pour l'établissement de cette espèce : composition granulométrique et arrangement structural doivent jouer un rôle primordial dans le choix du sédiment. De telles remarques rejoignent celles mentionnées par diverses études anciennes (HART, 1930) ou plus récentes (MEADOW, 1964 ; AMANIEU, 1967 ; MAC LUSKY, 1968...).

De telles exigences peuvent expliquer la dispersion et l'instabilité des aires à *C. volutator* (différence très nette avec *C. orientale*, espèce eurytope).

Espèce saumâtre, *C. volutator* pourrait supporter des salinités de 50 à 2 g/l avec une préférence pour 5 à 30 g/l (MAC LUSKY, 1967 et 1970).

Dans l'estuaire, les aires à *C. volutator* ne représentent pas toujours une répartition correspondante à de telles valeurs, l'espèce étant pourtant apte à migrer (substrat non favorable ? Interaction température-salinité ? Prédation ? Compétition interspécifique avec *C. orientale* ?).

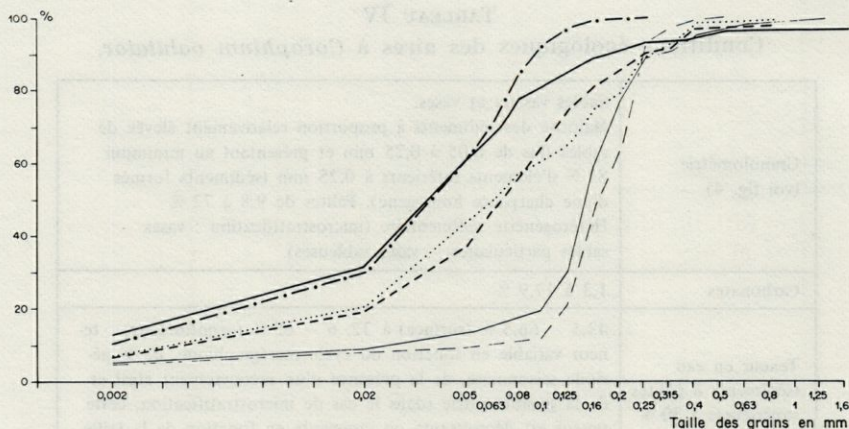


FIG. 4. — Courbes granulométriques des sédiments à *Corophium volutator*.

l'espèce, grâce à sa possibilité de migration en réponse à une augmentation de pression par la marée (MORGAN, 1965), peut se réinstaller rapidement dans les aires « amont » ; dans cette éventualité, le substrat associé au niveau hypsométrique joue un rôle primordial ; les aires à *C. volutator*, à l'exception des premières stations, sont très instables dans l'espace ; ainsi, dans de mêmes aires (station 11 km), j'ai relevé successivement, d'une année à l'autre : des sables gris à *C. volutator* puis des sables à *Bathyporeia pilosa* et des sables vaseux à *Nereis - Alkmaria - Streblospio* ; ces modifications faunistiques peuvent résulter de modifications physiographiques ou d'évolution de la granulométrie à la suite de l'installation de *Spartina* ou d'*Uca tangeri*. Après la crue de 1969, les aires à *Corophium* de la station du marais Hassan II ont régressé à la suite d'une érosion du substrat qui a contribué à modifier la topographie (abaissement du niveau de la partie inférieure des aires) et la géomorphologie (destruction de la microfalaise basse) : dans la partie moyenne et supérieure des aires, l'espèce était recensée, puis ces aires étaient envahies par *Spartina maritima* et *Uca tangeri* ;

— une variation de la composition qualitative et quantitative de la faune d'accompagnement en relation surtout avec le degré d'humectation (période estivale) et des conditions marégraphiques ; cette remarque est identique à celle relevée pour le peuplement recensé dans les aires à *Paragnatia formica* et *Spartina maritima*.

3. LES SABLES VASEUX ET VASES A *Spartina maritima*.

Ce peuplement d'épiflore a fait l'objet d'une étude succincte dans l'estuaire du Bou Regreg par DELMAS (1931) qui concluait que « *Spartina maritima* est en premier lieu une plante vasicole et secondairement seulement halophile ».

En fait, la discontinuité des aires à *S. maritima*, malgré un substrat et une salinité non limitante, incite à penser que d'autres facteurs interviennent pour contrôler sa répartition dans l'estuaire. En outre, la position verticale de l'espèce reflète certains préférences écologiques : la position élevée semble être une caractéristique des aires à *Spartina maritima*. Les travaux de JACQUET (1949) ont mis en évidence l'existence d'une entité marégraphique « la haute slikke » souvent définie bionomiquement par un *Salicornieto-Spartinum* (dans l'estuaire, *Salicornia perennis* et *arabica* n'appartiennent pas aux espèces de cette association ; vivaces et non annuelles comme les espèces de cette association, elles se situent à des niveaux hypsométriques supérieurs). AMANIEU (1967) a montré dans les plages abritées de la baie d'Arcachon que cette haute slikke devait être considérée comme une entité bionomique : le peuplement à *Spartina maritima* étant le « lien morphologique » des divers faciès de cette entité.

A. Localisation (Fig. 1).

Les aires à *S. maritima* s'étendent dans le seul secteur fluvio-marin. Elles débutent dès le marais Hassan II où elles forment de véritables prairies ; en dehors de cette station, le peuplement à *S. maritima* forme une ceinture discontinue, absente ou réduite à des touffes dans la partie concave des méandres du chenal et à l'intérieur des chenaux secondaires encaissés. La limite d'extension de ces aires sur la rive droite se situe en deçà de 10 km, limite à partir de laquelle ces aires régressent au profit de *Cyperus longus* ; sur la rive gauche, cette limite est reportée à 10 - 11 km environ au-delà de laquelle *Cyperus longus* localisé dans des aires bien circonscrites (11 km à 13 km) constitue un peuplement de transition entre *S. maritima* et *Juncus maritimus*. Ce dernier peuplement s'étend dans les secteurs à influence fluviale et en partie dans le secteur fluvial.

Remarque.

D'après les références données par DELMAS (1931) la limite des aires à *S. maritima* signalée par cet auteur correspondrait aux limites actuelles de *Cyperus longus*. Une régression des aires à *S. maritima* s'est-elle

produite au profit d'une installation de *C. longus*? ou n'y aurait-il pas eu confusion dans la détermination des espèces?

Répartition hypsométrique (année 1970).

Le nivellement des aires à *S. maritima* appelle quelques remarques.

1°) La base du peuplement est fluctuante : 2,20 m (spartines localisées près d'une microfalaise) à 3,03 m, soit 0,83 m de différence ; à l'opposé, le sommet de ce peuplement culmine entre 3,10 et 3,40 m, à l'exception de quelques points cotés entre 2,99 et 3,02 m.

2°) La base du peuplement empiète sur la zone inondée à toutes les marées (pleines mers de mortes eaux à 2,55 - 2,60 m). On n'observe pas, parallèlement au déplacement de la base, une translation du sommet du peuplement vers des niveaux hypsométriques plus bas : les aires culminent à des niveaux identiques. De plus, la base du peuplement est quelquefois délaminiée au profit d'aires à *Scrobicularia plana* (*Nereis diversicolor* y est très abondant), sans qu'il y ait relèvement du sommet des aires à *S. maritima* ; ceci est particulièrement net au marais Hassan II, quand les conditions topographiques favorisent écoulement et rétention d'eau : il y a extension des aires à *Scrobicularia plana* jusqu'à 3,03 m aux dépens des aires à *Spartina*, alors que par ailleurs le nivellement de ces aires débute à 2,40 - 2,65 m.

3°) Dans l'estuaire, l'extension verticale du peuplement à *S. maritima* n'est pas limitée par un abaissement de salinité provoquée par les eaux d'une nappe phréatique continentale circulant à proximité de la surface (présence quelquefois de poches de rétention d'eau infiltrée lentement à salinité variable et à localisation profonde 40 - 50 cm) ; l'absence d'une végétation moins halophile comme *Cyperus longus* ou *Juncus maritimus*, présents par ailleurs dans des zones dessalées, en est une preuve suffisante.

En revanche, l'extension horizontale semble limitée sur la rive droite par la présence d'eaux très dessalées à circulation lente qui contribuent localement à l'élimination de *S. maritima* au profit de *Cyperus longus* (présent dans les hauts niveaux en position supralittorale). Les aires à *Juncus maritimus* n'apparaissent qu'à partir des Deux Iles (présentes jusqu'à des niveaux adlittoraux), associées en dehors de la zone intertidale à une végétation de *Tamarix*. Dans ces conditions, la limite d'extension verticale de *S. maritima* est uniquement en rapport avec sa tolérance aux conditions d'émersion.

4°) La discontinuité du peuplement est difficile à interpréter ; son absence ou sa régression dans les méandres du chenal et dans les chenaux secondaires encaissés aux stations du Pont de Meknès et du Douar Doum (remplacé en général par des aires à *Uca*

tangeri) serait peut être en liaison avec la topographie (forte pente) et la réduction de la zone intertidale. Son interruption, dans les méandres convexes, serait peut être une conséquence de la texture massive du sédiment ; cette dernière hypothèse se justifie par le fait que l'installation d'un peuplement à *S. maritima* sur ces aires suit celle d'*Uca tangeri*, espèce pionnière jouant un rôle important dans le remaniement des sédiments.

5°) En définitive, les facteurs marégraphiques jouent un rôle important, mais certainement pas exclusif dans la répartition verticale ; une interaction facteur marégraphique — bilan d'humectation semble devoir mieux rendre compte de cette localisation ; la délamination de la frange inférieure du peuplement, dans le cas de rétention d'eau après l'heure de basse mer, dans des aires inondées régulièrement ou irrégulièrement en témoigne. Espèce qualifiée d'amphibie, son mode d'organisation morphologique est bien adapté à ces différentes localisations (rhizosphère étendue : 0,65 à 1,15 m — système aérifère important dans le rhizome, la gaine, la tige et les feuilles pour l'espèce *S. townsendi* étudiée par JACQUET, 1949).

Le statut de cette espèce, vis-à-vis du bilan d'humectation, pose cependant un problème ; son comportement est-il médiolittoral ou peu lié à un étagement, malgré sa répartition verticale assez bien délimitée ? Dans certaines aires à *S. maritima* (marais Hassan II en particulier), la bordure inférieure montre encore une endofaune infralittorale représentée notamment par *Scrobicularia plana* vivant dans la strate profonde de 20 cm ; cette espèce est ici en position normale et présente une stabilité dans le temps, suggérant que son cycle de présence et de reproduction se déroule normalement (en période de crue, un transport passif d'adultes peut permettre à l'espèce de s'implanter provisoirement dans certaines aires non peuplées de *Scrobicularia plana* comme ce fut le cas après la crue de 1969, au marais du Pont de Meknès : quelques individus sur près d'une cinquantaine vivants). Si l'on considère la totalité des aires à *S. maritima*, on peut envisager deux types d'explication. Dans le premier cas, la bordure inférieure constitue une zone biologique mal délimitée : imbrication d'unités indicatrices médiolittorale et infralittorale sur des mêmes aires mais dans des strates différentes ; dans le deuxième cas, le statut du peuplement à *S. maritima*, vis-à-vis du bilan d'humectation, est mal défini ; cette dernière hypothèse étant basée sur des exigences et des tolérances hydriques différentes entre la rhizosphère souterraine et la partie foliaire aérienne (voir le tableau de corrélations des peuplements des aires vaseuses et sablo-vaseuses défini par DERIJARD, 1965, dans lequel le *Spartinetum townsendi* dans l'estuaire de la Penzé en France, englobe les étages médio et infralittoral).

Ce statut de peuplement peu lié à l'étagement ne permettrait pas l'expliquer la position de la limite inférieure de *S. maritima*, même si, aux bas niveau, l'hydrodynamisme s'oppose à son installation; de la même façon, la délamination de la frange inférieure de ce peuplement serait mal explicitée (conditions marégraphiques favorables aux niveaux de ces aires nues).

Le statut médiolittoral du peuplement à *Spartina maritima*, quel que soit le rythme des immersions - émergences, dans son aire de répartition, est proche de ce statut, justifiant mieux sa localisation et son comportement vis-à-vis des variations du bilan d'humectation - facteur marégraphique.

B. Conditions écologiques.

Ces conditions sont exposées dans le tableau V.

TABLEAU V
Conditions écologiques des aires à *Spartina maritima*.

Granulométrie	Sables vaseux et vases (15,8 à 71 % de pérites et 32,2 à 87 % pour la fraction inférieure ou égale à 0,1 mm) Hétérogénéité de sédiments sur une coupe verticale.
Teneur en eau	28,8 - 74,8 % (surface) à 30,7 - 77,8 % (10 cm de profondeur) Influence du cycle marégraphique et de la durée d'insolation. 25 % correspond à une limite proche du seuil de tolérance (étiolement des feuilles)
Teneur en air	5 % (faible)
Salinité des eaux d'imbibition	Salinité minimale supérieure à 5 g/l dans les strates 10 et 20 cm. Disparition du peuplement dans les aires influencées par la proximité d'une nappe d'eau dessalée (remplacée par <i>Cyperus longus</i>) ou dans les secteurs à influence fluviale dominante (remplacée par <i>Juncus maritimus</i>)

DELMAS (1931) qualifiait *S. maritima* d'espèce très plastique vis-à-vis des chlorures supportant des concentrations faibles non tolérables par *Salicornia*. La distribution horizontale des spartines et salicornes ne semble pas justifier de telles différences : *S. maritima* a sa limite horizontale (10 - 10,5 km) en aval de celle de *Salicornia arabica* et *Halimione portulacoides* (14,2 km).

C. Composition faunistique.

Elle est exposée dans le tableau V h.-t. Je donne le recensement du peuplement des sables vaseux et vases à *S. maritima* dans le secteur fluviomarain (trois stations).

D. *Stabilité.*

Les aires à *S. maritima* se caractérisent par :

— une présence permanente dans l'estuaire ; leur répartition générale est soumise, actuellement, à des modifications en relation avec la structure du substrat et le niveau hypsométrique : invasion de *S. maritima* près du Pont Hassan II, au marais du Pont Hassan II... sur des aires à *Uca tangeri* ou des aires à *Corophium volutator*. En revanche, il existe un équilibre dans la limite de la répartition horizontale de l'espèce, qui a peu changé au cours des sept dernières années, malgré quelques tentatives d'installation du peuplement dans la partie terminale du secteur fluviomarain (la période de floraison débute en juin et se termine en août-septembre, elle coïncide avec les conditions de salinité favorables à l'implantation de l'espèce dans ce dernier secteur) ;

— une importante variation de la composition qualitative et quantitative de la faune, en relation avec des conditions marégraphiques et le degré d'humectation ; c'est ainsi qu'*Hydrobia ulvae* atteint une abondance de 7 805 individus/m², mais se limite à une dizaine d'individus en période de forte insolation, après un cycle de mortes eaux (près de 1 000 coquilles recensées en juillet 1967) ; d'autres espèces vagiles comme *Uca tangeri*, *Orchestia mediterranea*, *Bledius unicornis* ont également un cycle de présence - abondance très variable dans de mêmes aires (dans la première partie, j'ai déjà insisté sur ces « migrations ») ; de plus, durant la période de forte insolation, après un cycle de mortes eaux, on observe déjà à ces niveaux une fréquence plus élevée d'espèces d'origine marine (*Phytia myosotis*, *Assiminea grayana*) ou terrestre (*Aphrodes limicola*, *Saldula saltatoria*) localisées surtout à des niveaux soumis irrégulièrement aux immersions (faune supralittorale commune des « schorres »). Ce dynamisme du peuplement est le reflet d'une recherche de microclimat de chaque espèce qui réagit de manière isolée, indépendamment les unes des autres.

4. LES VASES A *Paragnathia formica* DES MICROFALAISES.

A. *Localisation* (Fig. 1).

Les vases à *P. formica* se localisent dans des microfalaises ou à la base d'abrupts intertidaux de hauteur élevée, surplombant le chenal principal. Dans un estuaire, la position hypsométrique et la hauteur de ces accidents géomorphologiques sont variables. Il existe en particulier d'autres abrupts de terrasse dont la base ou la partie inférieure est seule atteinte par les plus grandes marées de vives eaux : les aires à *P. formica* y sont absentes. Les vases à *P. formica*

ont une extension horizontale étendue : secteur fluviomarín et secteur à influence fluviale ; cependant, la dispersion et la faible amplitude de ces aires témoignent de conditions d'installation précises liées au bilan d'humectation (et dans une certaine mesure aux conditions marégraphiques) et à la géomorphologie.

Dans un estuaire, la formation des microfalaises est favorisée par le faible marnage. Dans les schorres littoraux, VERGER (1956) note que la marge maritime est généralement marquée par une microfalaise dont l'amplitude est en relation avec le marnage (entre autres facteurs) ; topographiquement, ces microfalaises séparent la haute slikke à spartines des schorres typiques. Dans un estuaire, sa position est variable ; de plus, ces accidents morphologiques évoluent sans cesse sous l'influence du cycle érosion-dépôt, surtout en période de crue ; ainsi, la microfalaise sur la rive droite concave du Pont de Meknès a sa limite inférieure cotée depuis 2,9 m jusqu'à 3,7 m, témoignant ainsi du recul de cette microfalaise ; il s'édifie, sur les aires érodées, un début de schorre typique à *Salicornia*.

Le large développement de ces microfalaises ou abrupts intertidaux m'ont amené à étudier leur position hypsométrique.

Répartition hypsométrique.

Il apparaît en général que les microfalaises intertidales à *P. formica* séparent des aires référables à la slikke (2,30 à 2,50 m) ou la haute slikke (2,6 à 3,30 m) de celle référable au schorre en voie d'évolution à *Salicornia arabica* - *Limoniastrum* (4,2-5,1 m) ou de celle de la marge du schorre typique (3,90-4,2 m). Les aires à *P. formica* occupent le plus souvent la partie inférieure de ces microfalaises ; les microfalaises typiques en position de haute slikke, sur lesquelles *P. formica* s'étend sur tout le front vertical, sont peu fréquentes. En outre il existe une microfalaise située à des niveaux hypsométriques nettement inférieurs (2,35 à 2,55-2,7 m) ; sa formation est due à des conditions déterminées localement par des facteurs pédologiques et par l'action des courants réguliers, plutôt que par des conditions marégraphiques ; cette microfalaise constitue une marge de transition bionomique où apparaît déjà *P. formica*.

Les vases à *P. formica* ont une répartition hypsométrique assez bien définie ; par rapport aux conditions marégraphiques, la limite supérieure ne dépasse pas en période d'étiage 3,30-3,40 m (niveaux proches des pleines mers moyennes).

Si les microfalaises se caractérisent par une densité exceptionnelle en *P. formica*, elles ne présentent pas uniquement ce seul peuplement spécifique. En accord avec AMANIEU (1967) les micro-

falaises abritent un ensemble d'espèces d'affinités diverses, notamment d'espèces présentes dans le schorre typique ou même dans le schorre en voie d'évolution.

B. Conditions écologiques.

Conditions édaphiques physiques.

a) Structure - Granulométrie.

P. formica creuse ses galeries dans les microfalaises ou dans les banquettes dont la structure est en général polyédrique (dominance des particules de 0,002 mm à 0,020 mm), plus rarement prismatique (dominance des particules inférieures à 0,002 mm); des veinules jaunâtres ou ocre correspondant à une oxydation du fer ferreux témoignent d'une aération des vases à *P. formica*. Celles-ci sont constituées de 60 à 90 % de pélites ; la cohésion du sédiment liée à la fraction argileuse permet à l'espèce de trouver un biotope favorable pour l'édification de ses galeries.

b) Teneur en eau - Teneur en air.

La teneur en eau reste assez homogène dans l'épaisseur du sédiment où l'espèce construit ses galeries ; elle varie essentiellement avec les saisons et avec le cycle marégraphique.

Quelques prospections, en début de la période estivale (juin 1968) ont donné après un cycle de mortes eaux des valeurs moyennes de 30,7 à 39 % (moyenne établie sur 5 échantillons par station).

La teneur en air est également variable mais reste élevée ; elle dépend de la densité des animaux et correspond essentiellement au volume des galeries. Au Pont de Meknès, cette teneur a été appréciée à partir d'une étude de la porosité (technique des cylindres ou des mottes paraffinées) ; sur dix échantillons prélevés, j'ai estimé que la teneur en air était de 10,1 à 18,6 %, avec une moyenne de 13,9 % (porosité de 50,9 à 55,7 %).

Conditions édaphiques chimiques.

a) Salinité.

Les aires à *P. formica* s'étendent en période d'étiage dans tout le secteur à influence fluviale, reflétant ainsi l'euryhalinité de l'espèce qui semble tolérer une salinité proche de 5 g/l.

L'eau d'imbibition des vases à *P. formica* a donné en période d'étiage (octobre 1967) des résultats conformes à sa tolérance à la salinité : 37,2 g/l (Pont Hassan II) à 4,8 g/l (Pont d'Akrech).

C. Composition faunistique.

Elle est exposée dans le tableau VI h.-t. Je donne le recensement du peuplement des vases à *Paragnathia formica* dans les secteurs fluviomarins (3 stations) et à influence fluviale (2 stations).

D. Stabilité.

Les aires à *Paragnathia formica* se caractérisent par :

— une présence permanente dans le temps ; j'ai souligné lors d'une étude sur le cycle biologique de l'espèce (ELKAIM, 1967), l'existence continue de larves et d'adultes (mâles et femelles), caractéristique propre du cycle de l'espèce au Maroc ; la répartition horizontale est liée surtout à la salinité ; le dépeuplement des aires à *P. formica* est temporaire, la recolonisation s'effectuant rapidement, parallèlement à la présence permanente de l'espèce et à son activité reproductrice continue ;

— une variation importante de la composition qualitative et quantitative de la faune d'accompagnement avec le degré d'humectation et les conditions marégraphiques ; c'est le cas pour les espèces d'origine continentale (Insectes - Myriapodes) ou d'origine marine (Amphipodes).

5. ANALYSE DES CONDITIONS ÉCOLOGIQUES ET DES PEUPELEMENTS.

A. Conditions écologiques.

Les unités zoologiques caractérisées par *Corophium volutator* et *P. formica* et l'unité d'épiflore à *Spartina maritima* ont pour caractéristiques communes leur dispersion et leur position hypsométrique élevée ; cette dernière, variable suivant chaque unité, empiète plus ou moins sur la zone inondée à toutes les marées et culmine, à sa limite extrême, peu au-dessus des pleines mers moyennes. Ces caractéristiques sont le reflet du comportement des unités vis-à-vis du facteur humectation, mais aussi de leurs préférences écologiques : une stabilité des sols ou un type géomorphologique. Ces sols, tant par leur texture (sédiments fins) et leur structure que par leur teneur en eau variable dans le temps (sédiments non saturés à basse mer), ainsi que par leurs propriétés mécaniques, constituent des biotopes favorables à l'édification de terriers pour la macrofaune endogée et à l'installation du peuplement d'épiflore. Leur tolérance vis-à-vis des émerSIONS - IMMERSIONS n'est pas toujours aisée à mettre en évidence ; comme le disait justement PÉRÈS (1967) « la grande difficulté des communautés médiolittorales est qu'elles devront dans l'avenir s'exercer sur les

trois dimensions ». Des mesures des teneurs en air et diverses observations portant sur la réelle inondation des terriers ou sur le comportement de l'espèce en fonction de la variation simultanée humectation - conditions marégraphiques (délamination du peuplement) ou encore sur la présence - absence d'une faune endogée indicatrice en sous-strate, ont permis d'apprécier le statut des espèces et unités indicatrices ; les teneurs en air, relativement élevées à basse mer dans les aires à *Corophium volutator* et à *P. formica*, mais faibles pour les aires à *Spartina maritima*, s'expliquent pour les premières, par la densité des galeries creusées par l'espèce ou par la faune d'accompagnement et pour la seconde par la structure compacte.

La répartition horizontale de ces unités n'est pas aussi différenciée que celle des unités indicatrices infralittorales. Ces unités débudent dans des aires voisines soulignant la recherche de biotopes abrités (secteur à influence marine ou secteur fluviomarín) qui contribuent à la texture fine des sédiments et à la formation de banquettes ou abrupts. Leur limite d'extension dans l'estuaire souligne leur caractère largement euryhalin (secteur fluviomarín et secteur à influence fluviale) ; cette limite n'est pas toujours liée à leur potentialité réelle vis-à-vis de ce facteur salinité (cas des aires à *Corophium volutator*). A ce point de vue, les aires à *P. formica* présentent, elles, une distribution conforme à leur tolérance à la salinité : eu-poly-mesohaline.

L'unité à *Corophium volutator* caractérise des sables vaseux et vases à granulométrie bien définie.

L'unité à *Spartina maritima* caractérise des vases et sables vaseux (structure déterminée ?).

L'unité à *P. formica* caractérise des vases de microfalaises.

L'unité caractérisée par *Uca tangeri*, c'est-à-dire celle qui est définie par le peuplement monospécifique à faune d'accompagnement réduite, se localise hypsométriquement à des niveaux proches de ceux des unités médiolittorales ; l'espèce *Uca tangeri* a en effet une répartition verticale assez large et une répartition horizontale presque continue, conformément à son écologie (peu liée à l'étagement - recherche de sols consolidés) et à son éthologie (espèce active à basse mer et vivant dans un terrier profond). Les aires présentent des caractères communs avec celles des unités médiolittorales ; ainsi la texture comprend une proportion de pélites (sédiments fins préférentiels), la teneur en eau est régie par un cycle de variations comme pour *Spartina maritima* (0,3 à 9,8 %), reflétant une compacité des sols. La répartition horizontale de cette unité est voisine de celle de *Corophium volutator* (secteur à influence marine et fluviomarín) soulignant, d'une part, la recherche de bio-

topes abrités, d'autre part, son caractère largement euryhalin (répartition horizontale non conforme à ses potentialités réelles de tolérance vis-à-vis de la salinité).

L'unité à *Uca tangeri* caractérise des sédiments nus très consolidés.

B. Peuplement.

Les unités indicatrices médiolittorales et peu liées à l'étagement ne montrent pas une succession horizontale et une évolution en fonction d'un facteur édaphique.

Le fort pourcentage d'espèces communes à ces unités reflète des conditions écologiques voisines :

- électisme vis-à-vis du substrat (sédiments fins cohérents) ;
- euryhalinité ;
- mode non agité ;
- position intertidale (répartition hypsométrique peu différente pour les unités médiolittorales à l'opposé de l'unité peu liée à l'étagement définie dans une partie de l'aire de répartition de l'espèce).

Leur différenciation est en rapport, soit avec une situation générale particulière (aires à *P. formica* dans les microfalaises), soit avec des conditions écologiques précises : texture bien définie (aires à *Corophium volutator*) agencement structural ? (aires à *Spartina maritima*), consolidation (aires à *Uca tangeri*).

On soulignera ainsi les conditions édaphiques voisines de ces unités avec celles des unités infralittorales : euryhalines, non tolérantes à un hydrodynamisme de houle.

Faut-il considérer ces unités :

comme des faciès d'un groupement intertidal euryhalin, non tolérant à un hydrodynamisme agité, parallèle au groupement infralittoral (aspects d'un même groupement ou groupements séparés sous des conditions climatiques différentes) ?

ou comme des peuplements intertidaux euryhalins, non tolérants à un hydrodynamisme agité, imbriqués au sein d'un continuum à facettes, à signification édaphique ou climacique ?

Outre ces conclusions, je relèverai plusieurs faits relatifs à ces unités et à leur faune d'accompagnement :

— la rareté ou la disparition des peuplements médiolittoraux entraîne souvent une confrontation entre peuplements supralittoraux et infralittoraux ;

— l'imbrication d'une faune d'accompagnement d'origine marine et d'origine terrestre, sur ces mêmes aires ; cette faune présente un comportement différent vis-à-vis du bilan d'humectation :

médiolittoral et supralittoral ; leur coexistence, quelquefois dans des strates à profondeur comparable pour la macrofaune endogée (insectes supralittoraux : *Bledius* et *Cillenius* avec *Corophium volutator*), est le reflet de conditions d'humectation variables, mais aussi la conséquence de leur éthologie liée à des exigences écophysiologiques précises : possibilité de migrations pour les espèces vagiles supralittorales et médiolittorales (en profondeur pour ces dernières), déplacements au cours de la basse mer, fuites à une émergence réelle pour les espèces supralittorales ou même adlittorales ;

— la faible spécificité de la faune d'accompagnement (en majorité endogée) à large répartition dans l'espace et à instabilité marquée dans le temps souligne le caractère dynamique de cette faune en rapport avec une variation d'espèces préférentielles de ces unités, notamment celles des vases à *P. formica* des microfalaises : *Ovatella bidentata* - *Hydroschendyla submarina* - *Heterocerus maritimus* ;

— le caractère halophile ou halobie d'une grande partie des espèces d'origine continentale à l'exception d'*Araneides errantes* (présentes surtout en cycle de mortes eaux) souligne le caractère sélectif de cette faune ; parmi les éléments typiques, les Coléoptères endogés sont bien représentés ;

— la présence d'espèces euryhalines endogées à large répartition verticale comme *Nereis diversicolor*.

Toutes ces remarques sur la faune d'accompagnement confirment la difficulté d'appliquer dans un estuaire les méthodes classiques de bionomie et la nécessité d'étudier chaque espèce comme un cas particulier. La notion d'étagement apparaît encore plus confuse sur les plages de sédiments meubles compacts, en estuaire, aussi bien pour la localisation topographique des étages que pour ses limites. Dans la baie d'Arcachon, AMANIEU (1967) avait souligné, pour les plages abritées, ce caractère confus de l'étagement et avait défini des faciès supralittoraux et médiolittoraux appartenant à une même entité topographique : la haute slikke (dans l'estuaire du Bou Regreg, les peuplements supralittoraux ont une répartition verticale plus étendue et plus instable).

RÉSUMÉ

Dans cet article j'ai abordé l'étude des unités médiolittorales ou peu liées à l'étagement, différenciées suivant une méthodologie qui a été exposée dans un article précédent.

Parmi les unités indicatrices sabulicoles communes du milieu marin, les sables à *Haustorius arenarius* et les sables à *Nerine cirratulus* en sont les représentants dans l'estuaire, tandis que les sédiments consolidés à *Uca tangeri*, les sables vaseux à *Corophium volutator*, les vases des microfalaises à *Paragnathia formica*, les sables vaseux et vases à *Spartina maritima* caractérisent les unités indicatrices de sédiments compacts, euryhalines et non tolérantes à un hydrodynamisme de houle. Comme pour les unités infralittorales, la localisation, les conditions écologiques, la composition des espèces recensées dans l'espace et le temps ainsi que la stabilité du biotope et de la faune accompagnatrice de chaque unité, ont été suivies et analysées. De même, une interprétation synécologique a été donnée, basée sur l'analyse des conditions écologiques et de la faune accompagnatrice de chaque unité.

ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit werden die mediolitoralen Einheiten untersucht, die nach einer an anderer Stelle beschriebenen Methode unterschieden werden.

Von den sandbewohnenden Leitformen, die im marinen Bereich häufig sind, sind im Estuar die Sande mit *Haustorius arenarius* und die Sande mit *Nerine cirratulus* vertreten, wohingegen die festen Sedimente mit *Uca tangeri*, die Schlicksande mit *Corophium volutator*, die Schlicke der Mikro-Steilhänge mit *Paragnathia formica*, und die Schlicksande und Schlicke mit *Spartina marina* die Leiteinheiten fester Sedimente charakterisieren, die euryhalin sind und Wellenschlag nicht vertragen.

Standort, ökologische Bedingungen, Artenzusammensetzung in Raum und Zeit, sowie Stabilität des Biotops und der jede Einheit begleitenden Fauna wurden wie im Falle der infralitoralen Einheiten verfolgt und analysiert. Ebenso wird eine synökologische Interpretation vorgelegt, die auf der Analyse der ökologischen Bedingungen und der jede Einheit begleitenden Fauna beruht.

BIBLIOGRAPHIE

- AMANIEU, M., 1967. Recherches écologiques sur les faunes des plages abritées des étangs saumâtres de la région d'Arcachon. *Thèse Doct. Fac. Sci., Bordeaux*, 270 p.

- AMOUREUX, L., 1966. Etude bionomique et écologique de quelques Annélides Polychètes des sables intertidaux des côtes ouest de la France. *Archs Zool. exp. gén.*, **107** (1) : 220 p.
- DELMAS, H., 1931. Contribution à l'étude de la végétation et des plantes halophiles de l'embouchure du Bou-Regreg (Maroc). Castellvi, éd., Toulouse, 68 p.
- DERIJARD, R., 1965. Contribution à l'étude du peuplement des sédiments sablo-vaseux intertidaux, compacts ou fixés par la végétation, de la région de Tuléar (Madagascar). *Trav. Stn Mar., Tuléar (Rép. Malgache)*, **43** : 1-94.
- ELKAIM, B., 1967. Cycle biologique d'une population marocaine de *Paragnatia formica* (Hesse) (Isopode Gnatjidae). *Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc*, **47** : 117-135.
- ELKAIM, B., 1972. Contribution à l'étude écologique d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou-Regreg. *Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc*, **52** : 131-339.
- ELKAIM, B., 1974. Contribution à l'étude écologique d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou-Regreg. 2^e partie. *Thèse Doct. Univ. Bordeaux*, 251 p.
- ELKAIM, B., 1976. Bionomie et écologie des peuplements d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg. I. — Unités indicatrices infralittorales. *Vie Milieu*, **26** (1 B) : 107-169.
- GODRON, M., 1967. Les groupes écologiques imbriqués en écailles. *Oecol. Plant.*, **2** (3) : 217-226.
- GRAY, J.S., 1971. Factors controlling population localization in polychaete worms. 3^e Symposium Européen de Biologie Marine, Archacon. *Vie Milieu, Suppl.* **22** (2) : 707-722.
- JACQUET, B., 1949. Recherches écologiques sur le littoral de la Manche. Lechevalier éd., Paris, 374 p.
- JANSEN, P., 1970. Physiologisch-ökologische Untersuchungen zum "Posen" von *Uca tangeri*. *Forma Functio*, **2** (1) : 58-100.
- HART, T.J., 1930. Preliminary notes on the bionomics of the Amphipod *Corophium volutator* Pallas. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **16** (3) : 761-790.
- LAGARDÈRE, J.-P., 1966. Recherches sur la biologie et l'écologie de la macrofaune des substrats meubles de la côte des Landes et de la côte Basque. *Bull. Cent. Etud. Rech. scient. Biarritz*, **6** (2) : 143-209.
- MAC LUSKY, D.S., 1967. Some effects of salinity on the survival, moulting and growth of *Corophium volutator* (Amphipoda). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **47** (3) : 607-617.
- MAC LUSKY, D.S., 1968. Some effects of salinity on the distribution and abundance of *Corophium volutator* in the Ythan estuary. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **48** (2) : 443-454.
- MAC LUSKY, D.S., 1970. Salinity preference in *Corophium volutator*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **50** : 547-752.
- MEADOWS, P.S., 1964. Substrate selection by *Corophium* species ; the particle size of substrates. *J. Anim. Ecol.*, **33** : 387-394.

- MORGAN, E., 1965. The activity rhythm of the amphipod *Corophium volutator*, and its possible relationship to changes in hydrostatic pressure associated with the tides. *J. Anim. Ecol.*, **34** : 731-746.
- MOVAGHAR, C.A., 1964. Verbreitung und Oekologie der Amphipoden im Elb Aestuar. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. **29** (11) : 1-2.
- NICOU, R., 1960. Influence du milieu extérieur sur la teneur en chlorures de l'hémolymphe d'*Uca tangeri* (Eyd). *Annls Fac. Sci. Univ. Dakar*, **5** : 135-156.
- PÉRÈS, J.M., 1967. Les biocénoses benthiques dans le système phytal. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **42** (58) : 3-113.
- RULLIER, F., 1959. Etude bionomique de l'Aber de Roscoff. *Trav. Stn biol. Roscoff*, **10** : 1-350.
- SALVAT, B., 1962. Les conditions hydrodynamiques interstitielles des sédiments meubles intertidaux et la répartition verticale de la faune endogée. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **259** : 1576-1579.
- SALVAT, B., 1967. La macrofaune carcinologique endogée des sédiments meubles intertidaux (Tanaïdacsés, Isopodes et Amphipodes). Ethologie, bionomie et cycle biologique. *Mém. Mus. natn Hist. nat., Paris*, N.S., **65**, 275 p.
- VERGER, M.F., 1956. Quelques remarques sur la formation et le relief des schorres. *Bull. Ass. Géogr. fr.*, **259-260** : 146-174.

Reçu le 15 mars 1976

TABLEAU I h.-t.
Composition du peuplement des sables à *Haustorius arenarius*
(juin 1965 - avril 1966).

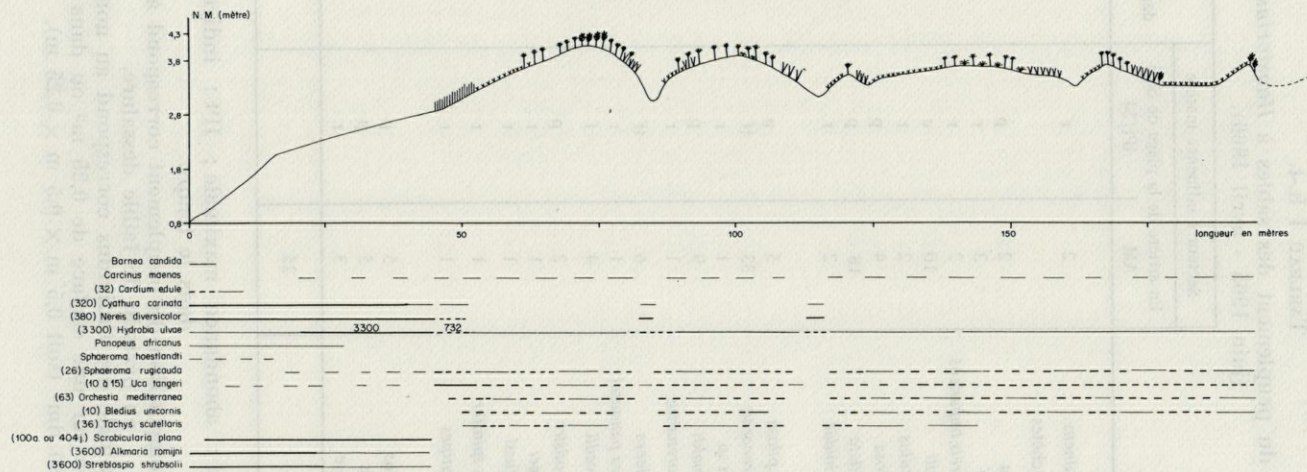
	Secteur à influence marine		Stabilité dans l'estuaire
	En arrière de la plage de Salé AM	Ipt/24	
Némertes			
<i>Lineus sanguineus</i>	2	r	R
Annélides Polychètes			
<i>Eteone longa</i>	2	p	R
<i>Glycera alba</i>	3	r	R
<i>Lumbriconereis impatiens</i>	2	r	R
<i>Nerine mesnili</i>	10	c	R
<i>Nerine cirratulus</i>	2	r	P
<i>Nephtys cirrosa</i>	4	p	R
<i>Scolecopsis ciliata</i>	18	p	R
<i>Sigalion mathildae</i>	2	r	R
Crustacés			
<i>Bathyporeia pilosa</i>	5	p	P
<i>Haustorius arenarius</i>	33	tf	P
<i>Hippomedon</i> sp.	1	r	R
<i>Urothoe grimaldi</i>	9	p	R
<i>Pontocrates arenarius</i>	1	r	R
<i>Eurydice pulchra</i>	6	tf	P
<i>Parachiridotea panousei</i>	1	r	R
<i>Sphaeroma weilli</i>	4	f	R
<i>Cumopsis goodsiri</i>	2	p	R
<i>Cumopsis fagei</i>	1	r	R
<i>Eocuma dolfussi</i>	1	r	R
<i>Gastrosaccus spinifer</i>	1	r	R
<i>Portumnus latipes</i>	1	r	R
Mollusques			
<i>Donax vittatus</i>	5	p	R
<i>Tellina tenuis</i>	5	p	R
<i>Cardium edule</i>	3	r	R
Nombre total d'espèces	25		

Abréviations. AM : abondance maximale ; IPT : indice de présence dans le temps.

Indications. La composition du peuplement correspond à celle recensée en période de faible dessalure.

L'abondance maximale des individus correspond au nombre maximum d'individus trouvés sur une surface de 0,25 m² ou dans un volume de 60 dm³ (soit 0,5 m × 0,5 m × 0,25 m).

A Profil II Marais du Pont de Meknès



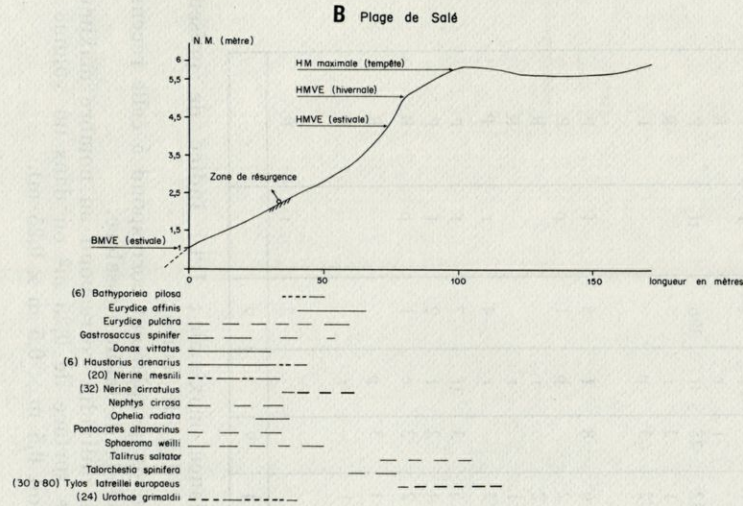


FIG. 1. h.-t.

Répartition verticale des principales espèces du substrat. A : profil du marais du Pont de Meknès (à 7,2 km de l'embouchure) ; B : profil de la plage de Salé (dans l'embouchure).

Les profils des marais Massan II (2,2 km de l'embouchure) et du Douar Doum (7,5 km) ainsi que celui de la plage de Rabat (dans l'embouchure) ont été publiés dans l'article précédent.

----- : abondance élevée ; ——— : répartition continue ; - - - - - : répartition discontinue.

Les chiffres indiqués entre parenthèses correspondent aux minimales d'individus trouvés sur une surface de 0,25 m² ou dans un volume de 16 dm³ environ (soit 0,25 m × 0,25 m × 0,25 m).

Se reporter à l'article I (Fig. h.-t.) pour la compréhension des symboles utilisés pour caractériser les halophytes mis en place sur le profil A.

TABLEAU II h.-t.
Composition du peuplement des sables à *Nerine cirratulus*
(juin 1965 - avril 1966).

	Secteur marin			Secteur à influence marine		Stabilité dans l'estuaire
	Rabat AM	Salé AM	IPt/30	AM	IPt/10	
Annélides Polychètes						
<i>Eteone longa</i>	1		r	2	r	R
<i>Glycera alba</i>		1	r			R
<i>Nerine cirratulus</i>	32	25	tf	396	tf	P
<i>Nephtys cirrosa</i>	1	2	r			R
<i>Ophelia bicornis</i>	2	3	p			I
Crustacés						
<i>Bathyporeia pilosa</i>	6	8	f	5	f	P
<i>Haustorius arenarius</i>	2		p	1	p	P
<i>Urothoë grimaldi</i>	2		r			R
<i>Pontocrates arenarius</i>	1		r			R
<i>Talorchestia spinifera</i>	2		r	4	r	P
<i>Eurydice affinis</i>	5	3	tf	7	f	P
<i>Eurydice pulchra</i>	4	2	f	2	f	P
<i>Sphaeromaweilli</i>	2	2	c	1	p	R
<i>Gastrosaccus spinifer</i>	1	3	p			R
<i>Portumnus latipes</i>	1		r			R
Mollusques						
<i>Cardium edule</i>				2	r	R
Nombre total d'espèces	14	9		9		

Abréviations. AM : abondance maximale ; IPt : indice de présence dans le temps.

Indications. La composition du peuplement correspond à celle recensée en période de faible dessalure.

L'abondance maximale des individus correspond au nombre maximum d'individus trouvé sur une surface de 0,25 m² ou dans un volume de 60 dm³ (soit 0,5 m × 0,5 m × 0,25 m).

TABLEAU III h.-t.

Composition du peuplement des aires à *Uca tangeri* (mars - juillet 1967).

	Marais du Pont Hassan II				Ancienne passerelle	Pont de Meknès	Viaduc Douar-Doum		Stabilité dans l'estuaire
	sables gris	aires près d'un chenal secondaire (6)	aires le long du chenal principal (6)	IPt/15	vases près d'un chenal secondaire (15)	vases près du chenal principal (15)	le long du chenal principal (12)	IPt/12	
Némertes									
<i>Lineus longissimus</i>			1	p	1	1	p		P
<i>Tetrastemma coronatum</i>		2	3	p	4	1	p	2	p
Annélides									
- Polychètes									
<i>Nereis diversicolor</i>		21	19	f	41	4	f	13	f
Crustacés									
- Amphipodes									
<i>Corophium volutator</i>		3	12	c	7	3	c	8	p
<i>Orchestia mediterranea</i>		7	6	p	5	3	p	6	p
<i>Talorchestia spinifera</i>	7			r					P
Isopodes									
<i>Cyathura carinata</i>		5	1	p	3	2	c	3	c
<i>Paragnathia formica</i>		17		p	22	4	c	3	r
<i>Sphaeroma rugicauda</i>		3	5	c	4	2	c	2	c
<i>Tylos latreillei sardous</i>	11			p					P
- Décapodes									
<i>Carcinus maenas</i>			2	c	2	2	c	1	p
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>			1	p	1	1	p	1	r
<i>Uca tangeri</i>	10 à 12	8 à 14	10 à 15	tf	10 à 15	10 à 15	tf	10 à 12	tf
Mollusques									
- Gastéropodes									
<i>Hydrobia ulvae</i>		16		c	3	12	c	21	c
Insectes									
- Collemboles									
<i>Anurida maritima</i>		51	16	f	64	18	c	7	p
<i>Archisotoma pulchella</i>		3	6	p		11	p	7	p
<i>Axelsonia littoralis</i>		7	8	p		4	p	5	p
- Coléoptères									
<i>Bledius unicornis</i>			17	c		15	c	12	c
<i>Cillenus lateralis</i>			5	c		12	c		P
<i>Pogonus chalceus</i>			3	p		4	p	4	p
<i>Pogonus littoralis</i>				r		2	p	2	r
Myriapodes									
<i>Hydroschendyla maritima</i>		x		p	x		p		P
Arachnides Aranéides									
<i>Arctosa cinerea</i>			x	c		x	c	x	c
<i>Arctosa lacustris</i>			x	c		x	c	x	c
<i>Devade hirsutissima</i>			x	p		x	p	x	p
<i>Diplocephalus graeca</i>			x	c		x	c	x	c
<i>Drassodes lapidosus</i>			x	p		x	p		I
<i>Pardosa proxima</i>			x	c		x	c	x	c
Nombre total d'espèces	3	13	22		14	25		22	

Abréviations. IPT : indice de présence dans le temps ; x : espèce recensée sans indication d'abondance.

Indications. La composition de ce peuplement correspond à celle recensée en période de faible dessalure.

A l'exception des sables gris à pourcentage de pélites peu élevé, les aires à *Uca tangeri* correspondent à des sédiments fins.

L'abondance maximale des individus correspond au nombre maximum d'individus trouvé sur une surface de 1/16 m² ou dans un volume de 16 dm³ (soit 0,25 m × 0,25 m × 0,25 m).

TABLEAU IV h.-t.

Composition du peuplement des aires à *Corophium volutator* (mars - décembre 1967) et pour la seule station du Douar Doum :
Juin - décembre 1969.

	Secteur à influence marine	Secteur fluviomarin				Marais du Douar Doum			Station à 11 km de l'embouchure			Stabilité dans l'estuaire
	Barcassiers	Marais du Pont Hassan II		Pont Hassan II								
		AM épi endo	AM épi endo	AM endo épi	I Pt/ 18	AM épi endo	I Pt/ 6	épi endo	I Pt/ 6			
Némertes												
<i>Lineus longissimus</i>	2	2	2									P
<i>Tetrastemma coronatum</i>	1	2	1	c	1	p	2	p				P
Annélides												
<i>Nereis diversicolor</i>	2	8	3	f	5	tf	4	tf				P
Crustacés												
- Amphipodes												
<i>Corophium volutator</i>	56-72	48-70	31-37	tf	36	tf	37	tf				P
<i>Orchestia mediterranea</i>	4	9	6	c	3	c	4	c				P
- Isopodes												
<i>Cyathura carinata</i>		2		p	2	p	2	p				P
<i>Paragnathia formica</i>	4	5		p			8	p				P
<i>Sphaeroma rugicauda</i>	3	7	4	c			6	c				P
- Décapodes												
<i>Carcinus maenas</i>	2	1		c	1	p	1	p				P
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>		2		r								P
<i>Uca tangeri</i>	2	1	1	f	1	p						P
Mollusques												
- Gastéropodes												
<i>Hydrobia ulvae</i>	3	7	4	c	2	p						P
<i>Leuconia bidentata</i>		3		p								P
Insectes												
- Collemboles												
<i>Anurida maritima</i>		14		p								P
- Coléoptères												
<i>Bledius unicornis</i>		6	4	c	3	p						P
<i>Cilleus lateralis</i>	2	8	3	f								P
<i>Dichirotrichus obsoletus</i>	2	1	1	p	1	p	1	p				P
<i>Heterocerus maritimus</i>		3	2	c								P
<i>Pogonus chalceus</i>	2	2	2	p	2	p	2	p				P
<i>Pogonus littoralis</i>	2	1	1	p	2	p	2	p				P
<i>Tachys scutellaris</i>		2	3	p								P
Myriapodes												
<i>Hydroschendyla submarina</i>		2		p	1		1	p				P
Arachnides - Aranéides												
<i>Arctosa cinerea</i>		x	x									P
<i>Arctosa lacustris</i>		x	x									P
<i>Diplocephalus graeca</i>		x	x				x					P
<i>Pardosa proxima</i>		x	x									P
Nombre total d'espèces	14	26	19				13		13			

Abréviations. AM : abondance maximale ; IPT : indice de présence dans le temps ; x : espèce recensée sans indication d'abondance ; épi : épifaune ; endo : endofaune.

Indications. La composition du peuplement correspond à celle recensée en période de faible dessalure.

L'abondance maximale des individus correspond au nombre maximum d'individus trouvé sur une surface de 1/16 m² ou dans un volume de 16 dm³ (soit 0,25 m × 0,25 m × 0,25 m).

TABLEAU V h.-t.

Composition du peuplement des aires à *Spartina maritima* (mars 1967 - novembre 1968 ; avril 1970 - décembre 1970).

	Secteur fluviomarain						Stabilité dans l'estuaire
	Marais du Pont Hassan II		Marais du Pont de Meknès		Marais du Douar Doum		
	épi	endo	épi	endo	épi	endo	
Annélides							
- Polychètes							
<i>Nereis diversicolor</i>	11	f	4	f	9	f	P
Crustacés							
- Amphipodes							
<i>Corophium volutator</i>	5	p	1	r	3	6	p
<i>Orchestia mediterranea</i>	35	c	20	c	28	c	P
- Isopodes							
<i>Cyathura carinata</i>	2	p	2	p	3	p	P
<i>Paragnathia formica</i>	6				3	p	P
<i>Sphaeroma rugicauda</i>	12	x	26	x	19	x	f
<i>Tylos latreillei sardous</i>	5	r					P
- Décapodes							
<i>Carcinus maenas</i>	5	x	6	x	3	c	P
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	2	r	2	r			P
<i>Uca tangeri</i>	12	tf	9	tf	3	p	P
Mollusques							
- Gastéropodes							
<i>Assiminea grayana</i>	5	r			3	r	P
<i>Hydrobia ulvae</i>	688	x	732	x	31	p	P
<i>Phytia myosotis</i>	3	r	10	r	2	r	P
Insectes							
- Collemboles							
<i>Anurida maritima</i>	368	tf	24	p			P
<i>Axelsonia littoralis</i>	16	c	4	c	2	p	P
- Héétéroptères							
<i>Saldula saltatoria</i>	14	f	21	f	5	c	P
<i>Orthotylus curvipennis</i>	5	p	4	p			
- Coléoptères							
<i>Bledius unicornis</i>	12	c	5	c	3	p	P
<i>Cilleus lateralis</i>	7	p	4	p	2	p	P
<i>Dichirotrichus obsoletus</i>	2	p	2	p	3	p	P
<i>Pogonus chalceus</i>	5	p	4	p	2	p	P
<i>Pogonus littoralis</i>	2	r	2	r	2	r	P
<i>Tachys scutellaris</i>	5	f	2	f	2	p	P
Arachnides Aranéides							
<i>Arctosa cinerea</i>	x		x		x		P
<i>Arctosa lacustris</i>	x		x		x		P
<i>Diplocephalus graeca</i>	x		x		x		R
<i>Pardosa proxima</i>	x		x		x		P
Nombre total d'espèces	27		24		23		

Abréviations. IPT : indice de présence dans le temps ; x : espèce recensée sans indication d'abondance ; épi : épifaune ; endo : endofaune.

Indications. La composition du peuplement correspond à celle recensée en période de faible dessalure.

L'abondance maximale des individus correspond au nombre maximum d'individus trouvés sur 1 m² pour l'épifaune et sur une surface de 1/16 m² ou dans un volume de 16 dm³ pour l'endofaune (soit 0,25 m × 0,25 m × 0,25 m).

TABLEAU VI h-t.
Composition du peuplement des vases à *Paragnathia formica*
(mars - décembre 1967).

	Secteur fluviomarin						Secteur à influence fluviale			Stabilité dans l'estuaire
	Marais du Pont Hassan II		Pont de Meknès		Douar Doum RG - RD		Après les Deux Iles		Pont d'Akrech	
		IPt/10		IPt/10		IPt/10			IPt/10	
Némertes										
<i>Tetrastemma coronatum</i>	x	f	x	f	x	p	x		p	P
<i>Lineus gesserensis</i>	x	p	x	p	x	r				P
<i>Lineus longissimus</i>	x	p	x	p	x	p				P
Annélides										
- Polychètes										
<i>Nereis diversicolor</i>	x	c	x	c	x	c	x	x	c	P
- Oligochètes										
<i>Halodrilus littoralis</i>	x	p	x	r	x	r				?
Crustacés										
- Amphipodes										
<i>Corophium volutator</i>	x	c	x	r	x	p				P
<i>Orchestia gammarella</i>	x	p					x		p	?
<i>Orchestia mediterranea</i>	x	tf	x	tf	x	tf	x		p	P
- Isopodes										
<i>Cyathura carinata</i>	x	p	x	p	x	p	x	x	p	P
<i>Paragnathia formica</i>	x	tf	x	tf	x	tf	x	x	tf	P
<i>Sphaeroma rugicauda</i>	x	f	x	f	x	f	x	x	f	P
- Décapodes										
<i>Carcinus maenas</i>	x	p	x	p	x	p	x		r	P
<i>Uca tangeri</i>	x	c	x	c	x	p				P
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	x	p	x	r						P
Mollusques										
- Lamellibranches										
<i>Barnea candida</i>	x	r								R
- Gastéropodes										
<i>Assiminea grayana</i>							x	x	c	P
<i>Hydrobia ulvae</i>	x	p	x	p	x	r				P
<i>Leuconia bidentata</i>	x	p	x	p	x	p				P
<i>Melanopsis bedei</i>							x	x	c	P
Insectes										
- Collemboles										
<i>Anurida maritima</i>	x	tf	x	c	x	r				P
<i>Archisotoma pulchella</i>	x	r	x	r	x	r	x		r	?
<i>Axelsonia littoralis</i>	x	c	x	c	x	p	x		r	?
<i>Ballistura schoetti</i>			x	r	x	r	x			?
- Coléoptères										
<i>Bledius unicornis</i>	x	c	x	p	x	r				P
<i>Cilleus lateralis</i>	x	c	x	p	x	r				P
<i>Dichirotrichus obsoletus</i>	x	r	x	r	x	r	x	x	r	P
<i>Heterocerus maritimus</i>	x	f	x	f	x	p				P
<i>Ocydromus andreae</i>	x	r	x	r	x	r	x		r	P
<i>Pogonus chalceus</i>	x	p	x	p	x	p	x		p	P
<i>Tachys scutellaris</i>	x	c	x	c	x	p	x		r	P
Myriapodes										
<i>Hydroschendyla maritima</i>	x	c	x	c	x	c	x		p	P
Arachnides Aranéides										
<i>Arctosa cinerea</i>			x	r	x	r	x		r	P
<i>Pardosa proxima</i>			x	r	x	r	x		r	P
Nombre total d'espèces	28		29		28		20			

Abréviations. IPt : indice de présence dans le temps ; x : espèce recensée sans indication d'abondance ; RG ou RD : rive gauche ou rive droite.

Indications. La composition de ce peuplement correspond à celle recensée en période de faible dessalure.

Pour 2,5 dm³ de vase en mottes, le nombre total d'individus de *Paragnathia formica* varie de 1266 à 2896.

TABLEAU VII h.-t.

Rappel des niveaux marégraphiques remarquables de la zone intertidale d'une station de l'estuaire du Bou Regreg (située à 3,7 km de l'embouchure) (1).

I. — Pleines et basses mers correspondant à divers coefficients (moyenne de juin-septembre 1970).

Coefficient	Pleine Mer	Basse Mer
120	+ 4,13 m (3,8 m)	+ 0,63 m (0,5 m)
100	+ 3,77 m (3,5 m)	+ 0,91 m (0,8 m)
95	+ 3,64 m (3,4 m)	+ 1,02 m (0,9 m)
70	+ 3,34 m (3,1 m)	+ 1,21 m (1,1 m)
45	+ 2,92 m (2,7 m)	+ 1,60 m (1,5 m)
20	+ 2,60 m (2,4 m)	+ 1,93 m (1,9 m)

Les chiffres entre parenthèses concernent le niveau théorique.

II. — Autres niveaux.

- + 4,80 m : Niveau de crue au cours de la pleine mer (Niveau prévu + 3,60 m).
- + 2,50 m : Niveau de crue au cours de la basse mer (Niveau prévu + 0,60 m).
- + 4,25 m : Niveau de pleine mer exceptionnelle (Vives eaux du 08-1970).
- + 0,50 m : Niveau de basse mer exceptionnelle (Vives eaux du 08-1970).
- + 2,20 m : Niveau de mi-marée.
- + 2,10 m : Niveau moyen du Port de Rabat.

III. — Fréquence d'immersion (mesurée pour 1970-71).

- Entre + 4,25 m et + 4,00 m : variation de la fréquence d'immersion importante et irrégulière.
- Entre + 4,00 m et + 3,25 m : variation de la fréquence d'immersion importante.
- Entre + 3,25 m et + 2,50 m : variation de la fréquence d'immersion monotone et faible.
- Entre + 2,50 m et + 2,00 m : la zone intertidale est inondée et exondée à chaque marée.

(1) L'étude des lieux biométriques des niveaux de pleine et basse mers pour différents marnages dans l'estuaire du Bou Regreg a montré, au moins en l'absence d'influence fluviale dominante, une semi-horizontalité pour les seuls niveaux de pleine mer. (Jusqu'à 18,2 km le relèvement des profils est de 10 à 15 cm).