

Macrophytobenthos des platiers rocheux intertidaux et semi-exposés de la région de Safi-Essaouira (Maroc occidental)

Macroalgues
Phytosociologie
Zone intertidale
Maroc occidental
Atlantique

Macroalgae
Phytosociology
Intertidal zone
Western Morocco
Atlantic

Jamila BIRJE, Marc VERLAQUE et Frédéric POYDENOT

Laboratoire de Biologie Marine et d'Écologie du Benthos, E.P. 75 CNRS, Faculté des Sciences de Luminy, 13288 Marseille Cedex 9, France.

Reçu le 18/07/95, révisé le 12/12/95, accepté le 19/12/95.

RÉSUMÉ

En 1990, l'étude du phytobenthos des platiers rocheux intertidaux de la région de Safi-Essaouira (Sidi Boulbra, Maroc occidental) a été réalisée en trois sites. La zonation intertidale a été analysée le long de transects permanents et l'étude qualitative et quantitative de deux unités caractéristiques de la végétation eulittorale – la ceinture à *Fucus spiralis* et les communautés à Florideophyceae – a été réalisée. 129 taxa et trois stades de macroalgues ont été dénombrés : 19 Ulvophyceae, 19 Fucophyceae, 1 Bangiophyceae et 93 Florideophyceae. Les peuplements intertidaux de la région sont représentatifs des platiers semi-exposés et non pollués du Maroc occidental. Dans la zone eulittorale, la plupart des Fucales caractéristiques des côtes nord-est atlantiques sont absentes alors que les Florideophyceae sont dominantes. La composition et la répartition des communautés sont influencées par la morphologie du littoral (large platier, pente douce et degré de rugosité), le substrat (grès), la présence de sédiment et par l'hydrodynamisme important. Par sa composition floristique, la ceinture à *Fucus spiralis* de Sidi Boulbra se range parmi les plus riches décrites dans l'Atlantique nord-est et se distingue par la présence d'espèces à affinités méridionales. Les communautés à Florideophyceae, caractérisées par un mélange, d'une part, d'espèces de mode battu et de mode calme et, d'autre part, d'espèces tolérant l'ensablement, sont proches de celles décrites au Sud-Ouest du Portugal. Les espèces dominantes changent avec la saison et les caractéristiques environnementales. Sur les platiers à faible rugosité, on observe, en hiver-printemps, un faciès à *Osmundea*, *Gigartina* (site 1) et *Leptosiphonia* (site 3) et, en été-automne, un faciès à *Caulacanthus*, *Ceramium* et *Gelidium*. Sur les larges platiers à forte rugosité (site 2), ces faciès sont plus ou moins masqués par le développement saisonnier de diverses Fucophyceae (Dictyotales, Sphacelariales). Par ailleurs, toute altération importante des communautés eulittorales induit généralement une poussée d'algues vertes (Ulvales). Parmi les algues communes à Sidi Boulbra, plusieurs Gelidiales et Gigartinales sont des taxa potentiellement exploitables.

ABSTRACT

Macrophytobenthos of rocky intertidal semi-exposed platforms of the Safi-Essaouira region (Western Morocco).

In 1990, a study of the phytobenthos of the rocky intertidal platforms in the Safi-Essaouira region (Sidi Boulbra, Western Morocco) was carried out at three sites. The intertidal zonation was analysed along permanent transects, and a qualitative and quantitative study of two characteristic units of the eulittoral vegetation – the vegetation belt of *Fucus spiralis* and the communities of Florideophyceae – was

made. One hundred and twenty-nine macroalgal taxa and three phases were listed: 19 Ulvophyceae, 19 Fucophyceae, 1 Bangiophyceae and 93 Florideophyceae. The intertidal communities of the area are typical of semi-exposed and unpolluted platforms of Western Morocco. In the eulittoral zone, most of the typical Fucales that occur along the NE Atlantic coasts are absent, with the result that Florideophyceae are dominant. The composition and distribution of the communities are influenced by the shore morphology (extensive platform, gentle slope and roughness degree), the substrate (sandstone), the occurrence of sediment and by high exposure to wave action. The vegetation belt of *Fucus spiralis* of Sidi Boulbra ranks floristically amongst the richest described in the NE Atlantic, and is characterized by the presence of southern species. The communities of Florideophyceae exhibit a mixture of exposed-shore, sheltered-shore and sand-tolerant species, resembling those described from SW Portugal. The dominant species change according to the season and environmental conditions. Over low-roughness platforms, an *Osmundea*, *Gigartina* (site 1) and a *Leptosiphonia* (site 3) community may be observed in winter-spring, and a *Caulacanthus*, *Ceramium*, *Gelidium* community in summer-autumn. Over extensive high-roughness platforms (site 2), this scheme is somewhat obscured by the development of varied Fucophyceae (Dictyotales, Sphacelariales). Moreover, any extensive destruction of eulittoral communities usually induces a green algal bloom (Ulvales). Amongst the common algae from Sidi Boulbra, several Gelidiales and Gigartinales are potentially commercial taxa.

Oceanologica Acta, 1996, 19, 5, 561-574.

INTRODUCTION

Avec plus de 3000 km de littoral, des conditions hydrologiques particulièrement favorables en raison de l'existence d'« upwellings », un ensoleillement qui s'étend sur presque toute l'année, des côtes rocheuses diversifiées et encore peu dégradées et une flore algale riche où se côtoient des groupes biogéographiques très différents, le Maroc se trouve doté de grandes potentialités en matière de ressources algales exploitables. Déjà présent parmi les grands exportateurs d'extraits d'algues (agar-agar), le pays récolte essentiellement *Gelidium sesquipedale* (Turner) Thuret et *G. spinulosum* (C. Agardh) J. Agardh (90 à 95 % de la production, le reste étant constitué par différentes espèces de *Gracilaria*, de *Gigartina* et de *Laminaria* ; Timoule, 1985 ; Kinani, 1988). En 1991, la production d'algues s'est élevée à près de 7500 tonnes (El Ahdal, 1994). Bien que des algues brutes soient exportées de Dakhla (Sud marocain), la principale zone d'exploitation est la circonscription d'El Jadida-Jorf Lasfar qui assure 80 % des exportations soit environ 500 tonnes d'agar par an (Kinani, 1988 ; El Kadiri, 1988-1989). Hormis cette région très limitée, le reste des côtes atlantiques marocaines recèle des potentialités de production considérables et encore pratiquement inexploitées.

Depuis les premiers travaux de Bornet (1892), les contributions algologiques réalisées au Maroc ont essentiellement été floristiques et taxinomiques, les plus importantes étant celles de Dangeard (1949a, 1958) et de Gayral (1958, 1961). Peu d'auteurs se sont intéressés à la répartition et à la composition des peuplements au Maroc (Burollet, 1935, 1936; Dangeard, 1937, 1949b; Feldmann, 1955 ; Gantès, 1967). Les seules études écologiques sur la végétation marine ont concerné l'estuaire de l'oued Bou

Regreg, entre Rabat et Salé (Mazancourt, 1960; Elkaim, 1967, 1972). Le bilan des connaissances sur les ressources algales du Maroc s'avère donc, à ce jour, extrêmement limité. Or, la valorisation des zones de production et la mise en exploitation de nouveaux gisements dépendent de l'approfondissement de ces connaissances. Dans le cadre de ce travail, nous avons étudié la zonation et la composition de la végétation des platiers intertidaux d'un secteur encore exempt de pollution du littoral de Safi-Essaouira : la région de Sidi Boulbra. Notre approche a été phytosociologique avec comme objectifs, d'une part, l'identification et la description des principales unités de végétation et, d'autre part, le suivi, sur un cycle annuel, de la composition et de la structure de deux peuplements remarquables de la zone eulittorale : la ceinture à *Fucus spiralis* et les communautés à Florideophyceae.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cadre de l'étude

La zone de Sidi Boulbra se situe sur le littoral atlantique marocain, à mi-chemin entre Safi et Essaouira (fig. 1). Longée par le courant des Canaries, la région est sujette à d'intenses « upwellings » (Belvèze, 1983). Il en résulte des conditions hydrologiques particulières (Erimesco, 1965, 1967 et 1969). La température de l'eau reste basse toute l'année (14 à 15 °C environ) avec une salinité comprise entre 36,5 et 36,7. La marée est de type semi-diurne à inégalité diurne. Son amplitude en vives-eaux est de 2,6 m à Safi et de 2,8 m à Essaouira. En mortes-eaux, elle est de 1,3 m dans l'ensemble de la région considérée. Les périodes de fortes houles (amplitude > 1,5 m) y sont fréquentes (près

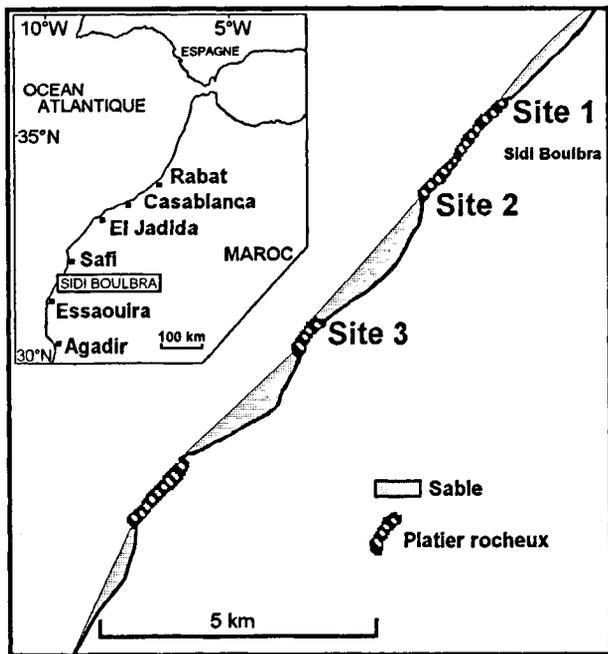


Figure 1

Localisation de l'aire étudiée et carte des sites d'échantillonnage.

Location of the study area and map of the study sites.

de cent jours par an), alors que les périodes de calme (houles < 0,5 m) n'excèdent pas quinze jours par an. La côte de Safi-Essaouira, comme le reste du littoral atlantique marocain, est une succession de plages sableuses, de grands platiers intertidaux de grès calcaires quaternaires et de falaises. Parmi ces biotopes, nous avons considéré les platiers rocheux, substrats particulièrement favorables aux macroalgues intertidales. Ces platiers présentent une zonation morphologique caractéristique avec, du haut vers le bas, une falaise de haute mer, une plate-forme à vasques, une zone de défoncement des vasques et enfin une falaise de basse mer (Guilcher et Joly, 1954). Ils ont un caractère semi-exposé en raison de leur topographie (largeur importante et pente faible) et de leur exposition à une houle fréquente. Trois sites, illustrant différentes variantes par rapport à ce modèle général, ont été choisis (fig. 2) :

Site 1 : large platier (69 m) à rugosité peu marquée (vasques peu développées et cuvettes peu nombreuses), tendance saisonnière à l'ensablement dans les niveaux supérieurs (fin d'été-automne) ;

Site 2 : large platier (96 m) à rugosité très marquée (rigoles perpendiculaires à la côte, plate-forme à vasques et zone de défoncement des vasques bien développées), cordon de galets instables au pied de la falaise de haute mer ;

Site 3 : platier étroit (50 m) avec juxtaposition de cuvettes profondes et de zones subhorizontales exondables, cordon de galets instables au pied de la falaise de haute mer.

Analyse de la zonation

Sur les côtes de l'Atlantique nord-est, Lewis (1964) divise la côte en trois zones biologiquement définies, c'est-à-dire

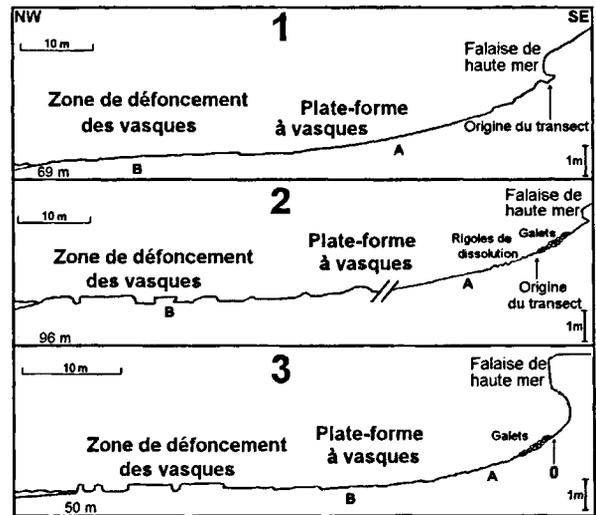


Figure 2

Profils de la plate-forme intertidale dans les trois sites de Sidi Boulbra avec emplacement des relevés de la ceinture à *Fucus spiralis* (A) et des communautés à Florideophyceae (B).

Profiles of the intertidal platform at the three sites of Sidi Boulbra with the location of samples of *Fucus spiralis* belt (A) and communities of Florideophyceae (B).

caractérisées par la présence de telle ou telle espèce plutôt que par leur position par rapport au niveau moyen des marées : (1) la bordure littorale ou zone supralittorale (= littoral fringe) marquée par la présence du lichen *Verrucaria maura* Wahlenberg et de *Littorina* spp. ; (2) la zone eulittorale caractérisée par quatre groupes taxonomiques dominants, les Fucales, les Cirripedia, les Florideophyceae et les Mytilidae; (3) la zone sublittorale (non étudiée ici) caractérisée par l'apparition des Laminariales. Au Maroc occidental, la zone supralittorale, cantonnée à la falaise de haute mer, est très uniforme, avec *V. maura* et *L. neritoides* Linnaeus. La zone eulittorale qui s'étend jusqu'à la falaise de basse mer, est occupée par un nombre très faible de Fucales, le cirripède *Chthamalus montagui* Linnaeus, de nombreuses Florideophyceae et deux espèces de moules, *Perna picta* Born et *Mytilus galloprovincialis* Lamarck. Dans le but d'identifier et de décrire les différentes subdivisions de la zone eulittorale de Sidi Boulbra, l'étude de la végétation a été entreprise, en 1990, dans les sites 1 et 2, le long de transects permanents perpendiculaires à la côte. Ces transects dont l'origine est placée au pied de la falaise de haute mer (fig. 2), sont délimités par une série de jalons implantés dans le substrat. Dans les deux sites, l'évolution des peuplements a été suivie à quatre périodes de l'année (février, avril, septembre et décembre) par échantillonnage non-destructif de quadrats permanents de 1 m² répartis le long des deux transects. Chaque relevé de quadrat, codé par l'initiale du mois et le numéro du mètre qu'il occupe sur le transect, comporte la liste des principales espèces d'algues présentes avec leur Recouvrement R_i (pourcentage de la surface du quadrat qu'elle couvre en projection verticale) estimé *in situ* selon l'échelle d'abondance suivante :

0 : espèce absente,

1 : espèce présente à proximité immédiate du quadrat,

2 : espèce présente avec un R_i négligeable,

3 : $R_i \leq 1 \%$,

4 : $1 \% < R_i \leq 10 \%$,

5 : $10 \% < R_i \leq 50 \%$,

6 : $R_i > 50 \%$.

Les groupes taxonomiques considérés sont les suivants : Bangiophyceae, Florideophyceae, Fucophyceae et Ulvophyceae.

Analyse de la ceinture à *Fucus spiralis* et des communautés à Florideophyceae

Dans les trois sites, l'analyse qualitative et quantitative détaillée de ces deux grandes unités de peuplement a été réalisée conjointement à l'étude des transects (fig. 2). Les relevés, codés par le numéro du site considéré et l'initiale du mois de récolte, ont été faits par prélèvement intégral, au marteau et au burin, de la roche et de son peuplement sur des surfaces uniformes, en prenant soin d'éviter, d'une part, les accidents topographiques (fissures, flaques...) et, d'autre part, les placages de Mytilidae. Les aires d'échantillonnage adoptées, 3200 cm² pour la ceinture à *F. spiralis* et 1600 cm² pour les communautés à Florideophyceae, sont supérieures aux aires minima qualitatives et voisines des aires minima quantitatives calculées pour des groupements comparables (Niell, 1977 ; Fuentes et Niell, 1981 ; Sierra et Fernandez, 1984). Dans les relevés, le Recouvrement (R_i) de chaque espèce correspond au pourcentage de la surface qu'elle occupe en projection verticale et prend des valeurs comprises entre 0,01 et 100 %. Pour la ceinture à *F. spiralis*, la biomasse du *Fucus* a été mesurée après passage à l'étuve à 110 °C durant 24 h (Niell, 1974). Pour chaque relevé, les paramètres analytiques suivants ont été établis :

– T : le nombre total de taxa,

– R_t : le Recouvrement total : $R_t = \sum R_i$,

– H' : l'indice de diversité de Shannon-Weaver :

$$H' = -\sum p_i \log_2 p_i, \text{ avec } p_i = R_i/R_t,$$

– E : l'Équitabilité ou Régularité (« Evenness ») définie comme le rapport entre l'indice de diversité effectif de la communauté et sa valeur maximale théorique pour le nombre d'espèces présentes ($H'_{\max} = \log_2 T$) :

$$E = H'/H'_{\max}.$$

Analyse des données

L'analyse factorielle des correspondances (AFC) permet un traitement synthétique des données multivariées et constitue une première étape dans l'exploration des matrices de relevés. Afin de distinguer plus nettement les groupes, elle est couplée à une classification hiérarchique ascendante utilisant la distance euclidienne et le diamètre comme critère d'agrégation. La classification des espèces ou des relevés est réalisée à partir de leurs coordonnées sur les axes factoriels significatifs de l'AFC (logiciel Biomeco, Avenix, Montpellier). Dans chaque classification, le niveau de définition des groupes est choisi de façon à obtenir la

meilleure adéquation entre les relevés et les espèces. L'appariement entre les deux catégories de groupes est réalisé sur la base de la composition des relevés et des résultats de l'AFC. Pour l'ensemble des résultats, seules les classifications hiérarchiques ascendantes seront présentées ici. Dans l'étude de la zonation, un essai de classement des espèces en caractéristiques exclusives (inféodées à une seule zone), caractéristiques préférentielles (présentes dans plusieurs zones mais avec un optimum de développement dans l'une d'entre elles), et en accompagnatrices (pour les autres espèces présentes) est proposé.

RÉSULTATS

La flore algale

L'étude des peuplements algaux de Sidi Boulbra a permis d'identifier 129 taxa et trois stades comprenant 19 Ulvophyceae, 19 Fucophyceae, 1 Bangiophyceae et 93 Florideophyceae (tab. 1). Parmi ces algues, trois sont nouvelles pour la flore du Maroc :

– *Ulva bifrons* Ardré, espèce rare, rencontrée en février dans la zone eulittorale du site 2 ;

– *Ceramium fruticosum* Roth, espèce fréquente sur l'ensemble du site, dans l'eulittoral moyen et inférieur, épiphyte sur divers hôtes, notamment *Codium tomentosum* ;

– *Erythrogloussum lusitanicum* Ardré, espèce rare, rencontrée en mai dans l'eulittoral inférieur du site 1.

Ce travail permet également de confirmer la présence de *Osmundea pinnatifida* (Hudson) Stackhouse (= *Laurencia pinnatifida* (Hudson) Lamouroux) sur la côte atlantique marocaine. Par leurs dimensions et leurs caractéristiques morphologiques et anatomiques, les spécimens marocains s'accordent bien avec les redescriptions récentes de l'espèce (Maggs et Hommersand, 1993, sous le nom de *L. pinnatifida* ; Nam *et al.*, 1994) : base stolonifère, plus ou moins emmêlée, rameaux parfois récurvés vers le substrat et également stolonifères, axes comprimés à ramification distique, cortex formé de deux couches de cellules, les externes étant nettement plus petites que les internes, absence de synapse secondaire entre les cellules corticales externes, épaississements lenticulaires au niveau de la paroi de certaines cellules médulaires et réceptacles mâles, en forme d'urnes profondes à ouverture étroite, localisés latéralement sur les rameaux ou en position terminale entre deux ramules.

La zonation intertidale

Les relevés des quadrats des transects des sites 1 et 2 et les analyses factorielles des correspondances les concernant sont donnés par Birje (1995). Les espèces présentes dans moins de trois relevés n'ont pas été considérées dans les analyses. L'eulittoral a été subdivisé en eulittoral supérieur, moyen et inférieur.

Site 1

L'analyse du transect du site 1 est réalisée sur une matrice de 27 espèces \times 64 relevés. Dans ce site, la moulière

Tableau 1

Liste des espèces identifiées dans la région de Sidi Boulbra.

List of identified species of the Sidi Boulbra region.

ULVOPHYCEAE	
<p><i>Bryopsis corymbosa</i> J. Agardh <i>Chaetomorpha aerea</i> (Dillwyn) Kützing <i>Cladophora</i> spp. <i>Cladophora albida</i> (Hudson) Kützing <i>Cladophora hutchinsiae</i> (Dillwyn) Kützing <i>Cladophora pellucida</i> (Hudson) Kützing <i>Cladophora rupestris</i> (Linnaeus) Kützing <i>Codium decorticatum</i> (Woodward) Howe = <i>Codium elongatum</i> Agardh <i>Codium tomentosum</i> Stackhouse <i>Enteromorpha</i> sp. <i>Enteromorpha flabellata</i> P. Dangeard <i>Enteromorpha ramulosa</i> (Smith) Hooker « <i>Halicystis</i> sp. » stade <i>Lola implexa</i> (Harvey) Hamel = <i>Chaetomorpha implexa</i> (Harvey) Feldmann <i>Monostroma obscurum</i> (Kützing) J. Agardh = <i>Ulvaria obscura</i> (Kützing) Gayral <i>Ulva</i> sp. <i>Ulva bifrons</i> Ardré <i>Ulva lactuca</i> (Linnaeus) Le Jolis <i>Ulva rigida</i> C. Agardh</p>	<p><i>Cryptopleura ramosa</i> (Hudson) Kylin ex Newton <i>Ctenosiphonia hypnoides</i> (Welwitsch ex J. Agardh) Falkenberg <i>Dasya ocellata</i> (Grateloup) Harvey in Hooker <i>Drachiella minuta</i> (Kylin) Maggs & Hommersand = <i>Myriogramme minuta</i> Kylin <i>Erythrogloussum lusitanicum</i> Ardré « <i>Falkenbergia rufolanosa</i> (Harvey) Schmitz in Engler et Prantl » stade <i>Gastroclonium ovatum</i> (Hudson) Papenfuss <i>Gastroclonium reflexum</i> (Meneghini ex Zanardini) Kützing <i>Gelidium pulchellum</i> (Turner) Kützing <i>Gelidium pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis <i>Gelidium sesquipedale</i> (Turner) Thuret <i>Gelidium spathulatum</i> (Kützing) Bornet <i>Gelidium spinulosum</i> (C. Agardh) J. Agardh <i>Gigartina acicularis</i> (Roth) Lamouroux <i>Gigartina pistillata</i> (Gmelin) Stackhouse <i>Gigartina teedii</i> (Roth) Lamouroux <i>Gracilaria multipartita</i> (Clemente) Harvey = <i>G. foliifera</i> (Forskål) Borgesen <i>Gracilaria verrucosa</i> (Hudson) Papenfuss <i>Grateloupia doryphora</i> (Montagne) Howe <i>Grateloupia filicina</i> (Lamouroux) C. Agardh <i>Griffithsia</i> sp. <i>Gymnogongrus</i> sp. <i>Gymnogongrus crenulatus</i> (Turner) J. Agardh = <i>G. norvegicus</i> (Turner) J. Agardh <i>Gymnogongrus griffithsiae</i> (Turner) Martius <i>Gymnogongrus patens</i> J. Agardh <i>Halurus equisetifolius</i> (Lightfoot) Kützing <i>Halopyrus incurvus</i> (Hudson) Batters <i>Herposiphonia tenella</i> (C. Agardh) Falkenberg <i>Hildenbrandia rubra</i> (Sommerfelt) Meneghini <i>Hypnea musciformis</i> (Wulfen in Jacquin) Lamouroux <i>Hypoglossum hypoglossoides</i> (Stackhouse) Collins & Hervey <i>Jania</i> sp. <i>Jania longifurca</i> Zanardini <i>Jania rubens</i> (Linnaeus) Lamouroux <i>Kallymenia reniformis</i> (Turner) J. Agardh <i>Leptosiphonia schousboei</i> (Thuret in Bornet & Thuret) Kylin <i>Lithophyllum</i> sp. <i>Lithophyllum decussatum</i> (Ellis & Solander) Philippi <i>Lithophyllum incrustans</i> Philippi <i>Lithophyllum lichenoides</i> Philippi <i>Lomentaria articulata</i> (Hudson) Lyngbye <i>Mastocarpus stellatus</i> (Stackhouse in Withering) Guiry in Guiry, West, Kim & Masuda <i>Mesophyllum lichenoides</i> (Ellis) Lemoine <i>Ophidocladus simpliciusculus</i> (Crouan & Crouan) Falkenberg <i>Osmundea hybrida</i> (De Candolle) Nam = <i>Laurencia hybrida</i> (De Candolle) Lenormand ex Duby <i>Osmundea pinnatifida</i> (Hudson) Stackhouse = <i>Laurencia pinnatifida</i> (Hudson) Lamouroux <i>Phyllophora crispa</i> (Hudson) Dixon = <i>Phyllophora rubens</i> Greville <i>Phymatolithon tenuissimum</i> (Foslie) Adey <i>Platoma marginifera</i> (J. Agardh) Batters <i>Plocamium cartilagineum</i> (Linnaeus) Dixon <i>Polysiphonia</i> sp. <i>Polysiphonia atlantica</i> Kapraun & Norris = <i>P. macrocarpa</i> Harvey in Mackay <i>Polysiphonia denudata</i> (Dillwyn) Greville ex Harvey in Hooker <i>Polysiphonia scopulorum</i> (Harvey) = <i>Lophosiphonia scopulorum</i> (Harvey) Womersley <i>Polysiphonia thuyoides</i> Harvey in Mackay <i>Pterocladia melanoidea</i> (Schousboe ex Bornet) Fredriksen & Ruess = <i>Gelidium melanoideum</i> (Schousboe) ex Bornet <i>Pterosiphonia complanata</i> (Clemente) Falkenberg <i>Pterosiphonia pennata</i> (Agardh) Falkenberg <i>Pterothamnion plumula</i> (Ellis) Nägeli = <i>Antithamnion plumula</i> (Ellis) Thuret ex Le Jolis <i>Rhodothamniella floridula</i> (Dillwyn) J. Feldmann = <i>Audouinella floridula</i> (Dillwyn) Woelkerling <i>Rhodophyllis divaricata</i> (Stackhouse) Papenfuss <i>Rhodymenia caespitosa</i> P. Dangeard <i>Rhodymenia delicatula</i> P. Dangeard <i>Rhodymenia pseudopalmata</i> (Lamouroux) Silva <i>Schizymenia dubyi</i> (Chauvin ex Duby) J. Agardh <i>Scinaia pseudocrispa</i> (Clemente) Wynne = <i>S. forcillata</i> Bivona <i>Streblodadia collabens</i> (Agardh) Falkenberg <i>Titanoderma pustulatum</i> (Lamouroux) Nägeli</p>
FUCOPHYCEAE	
<p>« <i>Acinetospora</i> sp. » stade <i>Bijurcaria bifurcata</i> (Vellay) Ross <i>Cladostephus spongiosus</i> (Hudson) C. Agardh = <i>C. verticillatus</i> (Lightfoot) Lyngbye <i>Cystoseira</i> sp. <i>Cystoseira tamariscifolia</i> (Hudson) Papenfuss <i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) Lamouroux <i>Dictyopteris membranacea</i> (Stackhouse) Batters <i>Elachista fucicola</i> (Vellay) Areschoug <i>Fucus spiralis</i> Linnaeus <i>Hincksia granulosa</i> (Smith) Silva = <i>Giffordia granulosa</i> (Smith) Hamel <i>Hincksia hincksiae</i> (Harvey) Silva = <i>Giffordia hincksiae</i> (Harvey) Hamel <i>Laminaria ochroleuca</i> de la Pylaie = <i>L. lejolisii</i> Sauvageau <i>Ralfsia verrucosa</i> (Areschoug) J. Agardh <i>Saccorhiza polyschides</i> (Lightfoot) Batters = <i>S. bulbosa</i> (Hudson) de la Pylaie <i>Sphacelaria</i> sp. <i>Sphacelaria brachygonia</i> Montagne <i>Sphacelaria fusca</i> (Hudson) Agardh <i>Sphacelaria rigidula</i> Kützing <i>Halopteris scoparia</i> (Linnaeus) Sauvageau = <i>Stypocaulon scoparium</i> (Linnaeus) Kützing</p>	
BANGIOPHYCEAE	
<p><i>Porphyra umbilicalis</i> (Linnaeus) J. Agardh</p>	
FLORIDEOPHYCEAE	
<p><i>Acrosorium venulosum</i> (Zanardini) <i>Aglaothamnion scopulorum</i> (J. Agardh) G. Feldmann <i>Antithamnion cruciatum</i> (C. Agardh) Nägeli <i>Amphiroa beauvoisii</i> Lamouroux <i>Asparagopsis armata</i> Harvey <i>Bornetia secundiflora</i> (J. Agardh) Thuret <i>Calliblepharis ciliata</i> (Hudson) Kützing <i>Calliblepharis jubata</i> (Goodenough & Woodward) Kützing <i>Callithamnion tetragonum</i> (Withering) Gray <i>Callithamnion tetricum</i> (Dillwyn) Gray <i>Caulacanthus ustulatus</i> (Turner) Kützing <i>Ceramium</i> sp. <i>Ceramium ciliatum</i> (Ellis) Ducluzeau <i>Ceramium clavulatum</i> C. Agardh in Kunth = <i>Centroceras clavulatum</i> (C. Agardh in Kunth) Montagne in Durieu de Maisonneuve <i>Ceramium diaphanum</i> (Lightfoot) Roth <i>Ceramium echionotum</i> Agardh <i>Ceramium fruticosum</i> Roth <i>Ceramium gaditanum</i> (Clemente) Cremades in Cremades et Pérez-Cerrera = <i>C. flabelligerum</i> J. Agardh <i>Ceramium nodulosum</i> (Lightfoot) Ducluzeau = <i>C. rubrum</i> (Hudson) C. Agardh <i>Champia parvula</i> (C. Agardh) Harvey <i>Chondria coerulescens</i> (Agardh) Falkenberg <i>Chondria dasyphylla</i> (Woodward) C. Agardh <i>Choreonema thuretii</i> (Bornet) Schmitz <i>Compothamnion thuyoides</i> (J.E. Smith) Nägeli <i>Corallina elongata</i> Ellis & Solander</p>	

s'étend sur presque tout le transect (du quadrat 13 jusqu'au bas) et la zonation de l'eulittoral apparaît assez clairement dans les analyses. Les classifications hiérarchiques ascendantes réalisées à partir des coordonnées sur les trois premiers axes de l'AFC (respectivement : 24,2 %, 12,1 % et 10,5 % d'inertie) permettent de distinguer six groupes de relevés et autant d'espèces (fig. 3).

Les hauts niveaux de l'eulittoral supérieur (groupe de relevés A : quadrats 6 à 16) sont caractérisés par l'abondance de l'Ulvoiphyceae *Enteromorpha flabellata* (groupe d'espèces I), le reste de la zone (groupe B : quadrats 13 à 31) étant occupé par *Fucus spiralis* et *Grateloupia filicina* (groupe II).

La majorité des relevés du groupe C correspondent à l'eulittoral moyen (quadrats 26 à 53). *Caulacanthus ustulatus*, *Corallina elongata* et *Phymatolithon tenuissimum* (groupe III) caractérisent bien cette zone : constantes entre les quadrats 26 et 63, elles sont absentes ou très rares dans les derniers quadrats du transect (67 à 69). Par contre, d'autres algues de ce groupe sont présentes sur une grande partie du transect (du quadrat 16 jusqu'au quadrat 69), c'est le cas de *Osmundea pinnatifida*, particulièrement abondant dans l'eulittoral inférieur (quadrats 67 à 69).

L'algue calcaire *Lithophyllum lichenoides* a été choisie comme caractéristique de la limite supérieure de l'eulittoral

inférieur. Les relevés D (principalement quadrats 53 à 63) et les espèces du groupe IV (*L. lichenoides*, *Bryopsis corymbosa*, *Calliblepharis jubata*, *Gelidium pulchellum* et *Grateloupia doryphora*) appartiennent à cette zone. Par contre, ceux du groupe E (quadrats 67 à 69) qui se distinguent par l'abondance, toute l'année, de *Gigartina acicularis*, *Gymnogongrus patens* et *Lomentaria articulata* et par la présence plus saisonnière de *Ceramium diaphanum*, *Codium tomentosum*, *Gastroclonium reflexum*, *Plocamium cartilagineum* et *Pterosiphonia complanata* (groupe V), correspondent aux bas niveaux de l'eulittoral inférieur.

Enfin, le dernier groupe de relevés (groupe F), formé essentiellement par le quadrat 55, individualise un faciès particulier à *Lithophyllum incrustans* (groupe VI), faciès probablement induit par le broutage de l'oursin *Paracentrotus lividus* (Lamarck) très fréquent dans les flaques situées entre les quadrats 52 et 62.

Site 2

L'analyse du transect du site 2 est réalisée sur une matrice de 44 espèces x 95 relevés. Dans ce site, la moulière n'est présente qu'au sommet (quadrats 13 à 32) et à la base du transect (quadrats 87 à 94). Les classifications hiérarchiques ascendantes réalisées à partir des coordonnées sur les 3 pre-

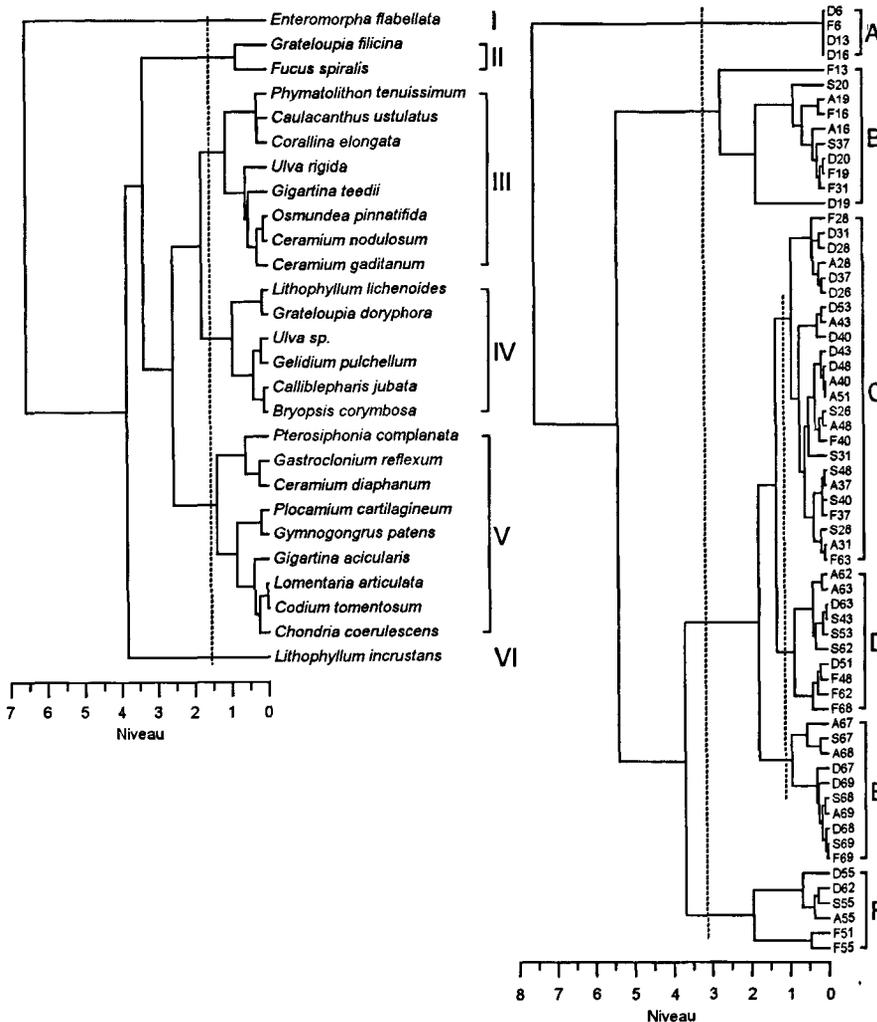


Figure 3

Classification des espèces et des relevés du transect du site 1. Code des relevés : mois (F : février; A : avril; S : septembre; D : décembre) et emplacement (en mètres) par rapport à l'origine du transect.

Cluster analysis of species and samples of site 1 transect. Sampling code : month (F : February; A : April; S : September; D : December) and location (in metres) in relation to transect origin.

La ceinture à *Fucus spiralis*

Au total, 44 taxa ont été répertoriés dans les 12 relevés phytosociologiques de la ceinture à *Fucus spiralis* : 13 Ulvophyceae, 5 Fucophyceae, 1 Bangiophyceae et 25 Florideophyceae (tab. 2). Les paramètres analytiques des relevés sont donnés dans le tableau 3. Les valeurs maximales du nombre d'espèces (T) sont équivalentes pour les trois sites, contrairement aux minima qui se distinguent par une valeur très faible en septembre dans le site 2 (T : 4). La couverture végétale est toujours discontinue (Rt < 100 %). En septembre, les sites 1 et 2 présentent respectivement les valeurs maximales et minimales du Recouvrement total (77 % et 26 %). À cette période, *Fucus spiralis* est l'élément très largement dominant du peuplement dans les 3 sites, les autres algues ne contribuant que très faiblement au Recouvrement total. Au site 1, son Recouvrement et sa biomasse atteignent alors des valeurs maximales (R_i : 73 % et B : 441 gMS/m²). Dans les hauts niveaux du large platier du site 2, l'abondance de l'espèce est toujours plus faible que dans les autres sites. À l'exception du relevé d'avril du site 2, constitué d'espèces nombreuses mais peu abondantes, l'indice de diversité et l'Équitabilité restent faibles toute l'année (respectivement inférieurs à 2 et 0,50) avec des minima en septembre au moment du pic de dominance de *F. spiralis*.

L'analyse synthétique des relevés est réalisée sur une matrice de 31 espèces × 12 relevés. Les espèces présentes dans un seul relevé n'ont pas été prises en compte. Les classifications hiérarchiques ascendantes effectuées à partir des coordonnées sur les trois premiers axes de l'AFC (respectivement : 37,2 %, 28,4 % et 16,8 % d'inertie) individualisent, d'une part, 1 groupe de relevés et 4 relevés isolés (fig. 5A) et, d'autre part, 5 groupes d'espèces (fig. 5B).

Le relevé de décembre du site 1 est associé au groupe II (*Enteromorpha flabellata* et *Hildenbrandia rubra*).

Le relevé de février du site 1 correspond aux abondances maximales de *Caulacanthus ustulatus* et *Osmundea pinnatifida*, deux espèces du groupe IV.

Le relevé de février du site 2 est caractérisé par *Grateloupia flicina* et *Ulva rigida* (groupe III) alors que celui d'avril se distingue par la présence de *Cladophora* sp., *Ctenosiphonia hypnoides* et *Titanoderma pustulatum* (groupe I).

Le reste des relevés des sites 1 et 2 et tous ceux du site 3 forment un groupe très homogène, avec séparation des relevés de septembre de ceux des autres mois. L'ensemble de ces relevés est bien caractérisé par le groupe V auquel appartient *Fucus spiralis*.

Dominée qualitativement par les Florideophyceae et quantitativement par l'espèce caractéristique *Fucus spiralis*, la ceinture à *F. spiralis* varie peu entre les trois sites. Elle se caractérise par une faible diversité, résultat de la suprématie du *F. spiralis*, notamment en septembre. Hormis cette espèce, peu d'algues contribuent efficacement à l'édification de la couverture végétale. L'instabilité du peuplement est la plus grande dans les hauts niveaux des larges platiers des sites 1 et 2. Dans le site 1, le faciès à *Enteromorpha flabellata* de décembre succède à un fort ensablement automnal du substrat. Dans le site 2, les variations observées résultent aussi de conditions physiques sévères : abra-

sion par les galets et, compte tenu de la grande largeur du platier, dessiccation plus importante en été.

Les communautés à Florideophyceae

Au total, 68 taxa ont été répertoriés dans les onze relevés phytosociologiques réalisés dans les peuplements à Florideophyceae : 11 Ulvophyceae, 8 Fucophyceae et 49 Florideophyceae (tab. 2). Les paramètres analytiques des relevés sont donnés dans le tableau 3. La richesse floristique est maximale sur le large platier à forte rugosité du site 2 et respectivement moyenne et faible dans les sites 3 et 1, le maximum de pauvreté étant atteint en décembre dans ce dernier site. Le Recouvrement total est toujours inférieur à 100 %, sauf en avril où il avoisine 120 % dans le site 1 (espèce dominante : *Ulva rigida*) et le site 3 (espèces dominantes : *Leptosiphonia schousboei* et *Osmundea pinnatifida*). En décembre, l'appauvrissement qualitatif observé dans le site 1 s'accompagne d'une régression sévère de la couverture végétale (Rt : 1,4 %). Dans les sites 2 et 3, les valeurs élevées de l'indice de diversité et de l'Équitabilité correspondent à une couverture végétale assez équilibrée, par contre, dans le site 1, les fortes valeurs de décembre sont dues au fait que les rares espèces qui subsistent ont toutes un Recouvrement insignifiant (T : 6, Rt : 1,4 %). Les valeurs minimales obtenues en février ou en avril résultent de la forte dominance de *Osmundea pinnatifida* dans les trois sites et, plus localement, d'*Ulva rigida* dans le site 1 et de *Leptosiphonia schousboei* dans le site 3. La communauté à Florideophyceae la plus riche, la mieux structurée et la plus stable est celle du site 2, les plus grandes fluctuations de la couverture végétale étant observées dans le site 1.

L'analyse synthétique des relevés est réalisée sur une matrice de 47 espèces × 11 relevés. Les espèces présentes dans un seul relevé n'ont pas été prises en compte. Les classifications hiérarchiques ascendantes effectuées à partir des coordonnées sur les cinq premiers axes factoriels de l'AFC (respectivement : 25,6 %, 24,8 %, 14,1 %, 11,4 % et 8,1 % d'inertie) individualisent, d'une part, six groupes d'espèces (fig. 5C) et, d'autre part, quatre groupes de relevés et deux relevés isolés (fig. 5D).

Deux groupes de relevés d'hiver ou de printemps (1F, 2A et 3F, 3A) et deux groupes d'espèces (groupes I et II) correspondent aux abondances maximales de *Osmundea pinnatifida* dans les trois sites et, plus localement, de *Gigartina acicularis* (sites 2 et 3) et de *Leptosiphonia schousboei* (site 3).

Le relevé d'avril du site 1 se distingue de tous les autres par la dominance des Ulvophyceae *Ulva rigida* et *Ulva lactuca* (groupe d'espèces III).

Le groupe de relevés de septembre et de décembre du site 2 et le groupe d'espèces IV (notamment *Plocamium cartilagineum*, *Polysiphonia denudata*, *Halopteris scoparia* et diverses Ceramiaceae) individualisent la végétation de fin d'été et d'automne de ce site.

Pour les mêmes mois, les relevés des deux autres sites et le groupe d'espèces V (*Caulacanthus ustulatus*, *Ceramium nodulosum*, *Enteromorpha flabellata*, *Gelidium pulchellum* et *Monostroma obscurum*, entre autres) constituent un ensemble distinct du précédent.

Tableau 2

Composition qualitative et quantitative (R_i en pourcentages) des relevés de la ceinture à *Fucus spiralis* et des communautés à Florideophyceae de la région de Sidi Boulbra. Code des relevés : site (1, 2 ou 3) et mois (F : février; A : avril; S : septembre; D : décembre).

Qualitative and quantitative composition of samples of the vegetation belt of *Fucus spiralis* and communities of Florideophyceae of Sidi Boulbra region (R_i in percent). Sampling code : site (1, 2 or 3) and month (F : February; A : April; S : September; D : December).

Peuplement	<i>Fucus spiralis</i>												Florideophyceae											
	1F	1A	1S	1D	2F	2A	2S	2D	3F	3A	3S	3D	1F	1A	1S	1D	2F	2A	2S	2D	3F	3A	3S	
Florideophyceae																								
<i>Aglaothamnion scopulorum</i>																	0,25			0,01				
<i>Antithamnion cruciatum</i>															0,01									
<i>Calliblepharis</i> sp.																	0,25							
<i>Callithamnion tetragonum</i>																				0,25				
<i>Callithamnion tetricum</i>															0,01		0,01		0,03	0,29				
<i>Caulacanthus usulatus</i>	10,06	3,96	0,08		0,02	6,60		0,38	3,88	1,01	0,01	2,16	0,81	3,01	22,50		0,01	1,00			3,01	1,64	7,50	
Ceramiales																	0,01							
<i>Ceramium diaphanum</i>	0,11	0,01			0,14				0,01	0,01	0,01	0,13	0,04	0,26	0,19		0,03	0,01	0,79	1,26	0,04	0,05	0,51	
<i>Ceramium echinotum</i>															0,01				0,01	0,25				
<i>Ceramium gaditanum</i>	1,69	1,79	0,31		0,19				0,13	0,08		0,14	1,26	0,01	0,04				0,01		0,03			
<i>Ceramium fruticosum</i>															0,01		0,28		0,13	0,33			0,01	
<i>Ceramium nodulosum</i>		0,01							0,01		0,38	0,19	0,01	0,64	1,00		0,16	0,26	6,25	1,01	0,51	0,28	3,63	
<i>Corallina elongata</i>	0,01		0,01		0,50	0,91		0,51				0,01		1,51	0,88	0,39	9,25	3,76	6,25	2,75	5,88	0,75	11,00	
<i>Ctenosiphonia hypnoides</i>	0,03	0,20	0,01		1,38		0,06						0,11				0,03							
« <i>Falkenbergia rufolanosa</i> »											0,01													
<i>Gastroclonium ovatum</i>																	0,03			0,03				
<i>Gastroclonium reflexum</i>															0,55		0,03				0,01		0,01	
<i>Gelidium pulchellum</i>	0,38				0,01	0,06		0,15	0,50	0,29	0,01	0,06	0,75		3,13	0,38	0,13	0,25		0,50	0,25		10,00	
<i>Gelidium pusillum</i>		0,01	0,01	0,01	0,06	0,03	0,19	0,01																
<i>Gigartina acicularis</i>												1,25		0,75	6,00		0,13	8,25	0,39	0,01	6,13	0,01		
<i>Gigartina teedii</i>												0,25								1,51	1,00	1,51	0,50	
<i>Grateloupia filicina</i>	0,01				5,00			0,69	0,75	1,43	0,06	0,44					1,00							
<i>Griffithsia</i> sp.																	0,01							
<i>Gymnogongrus griffithsiiae</i>		0,06										0,69							0,01	0,04				
<i>Gymnogongrus patens</i>																					0,50			
<i>Halurus equisetifolius</i>																			0,01					
<i>Herposiphonia tenella</i>		0,01						0,02									0,03	0,01	0,04	0,53	0,05	0,04	0,01	
<i>Hildenbrandia rubra</i>		0,01		0,06					0,01								0,26		0,01	0,51	0,01	0,13		
<i>Hypoglossum hypoglossoides</i>																	0,05		0,15	0,64				
<i>Jania</i> sp.																	0,01		0,03	0,01				
<i>Jania longifurca</i>		0,01			0,01	0,01		0,26			0,01		0,04	0,01	0,06		0,01	0,25	0,03				0,36	
<i>Jania rubens</i>												0,01									0,04			
<i>Leptosiphonia schousboei</i>															0,13		0,01		1,01		15,00	72,50	1,05	
<i>Lithophyllum</i> sp.																	0,01						4,75	
<i>Lithophyllum decussatum</i>																	1,25							
<i>Lithophyllum incrustans</i>													1,25	0,60			1,50	0,50	2,01	1,75	1,00			
<i>Lithophyllum lichenoides</i>					0,01			0,06							0,50	0,38								
<i>Mastocarpus stellatus</i>																				0,50				
<i>Mesophyllum lichenoides</i>																	0,01							
<i>Ophidocladus simpliciusculus</i>								0,01													0,01	0,01	0,01	
<i>Osmunda pinnatifida</i>	14,44	6,76	2,51	1,63	1,31	9,88		5,63	9,02	5,15		8,50	70,00	1,25	17,50	0,25	1,38	41,25	1,390	3,26	14,75	38,75	2,88	
<i>Phymatolithon tenuissimum</i>	0,14	0,39	0,77		1,27	1,41		0,13	0,03	0,08		0,26	0,13	1,00	2,26		1,00		0,01		0,13	0,01		
<i>Plocamium cartilagineum</i>															0,01		0,16		1,75	15,25				
<i>Polysiphonia</i> sp.			0,01	0,01													0,01							
<i>Polysiphonia denudata</i>	0,01													0,63		0,01	0,09	0,51	2,75	2,25	0,15	0,75	0,03	
<i>Polysiphonia macrocarpa</i>																0,01								
<i>Polysiphonia thuyoides</i>																	0,01							
<i>Pterosiphonia complanata</i>																				0,01				
<i>Pterosiphonia pennata</i>													0,01	0,03	0,04		0,05		0,16	0,01	0,50		0,04	
<i>Pterothamnion plumula</i>																	0,03							
<i>Titanoderma pustulatum</i>	0,13				0,13	0,77								0,25	0,25									
Bangiophyceae																								
<i>Porphyra umbilicalis</i>		0,23		0,01								0,13												
Fucophyceae																								
« <i>Acinetospora</i> sp. »																			0,05					
<i>Cladostephus spongiosus</i>																	5,25							
<i>Dictyota dichotoma</i>																	32,51	0,03	27,00	30,00	0,50	0,01	0,01	
<i>Ectocarpale</i>						0,01																		
<i>Elachista fucicola</i>	0,01	0,02	0,03	0,03						0,02	0,01													
<i>Fucus spiralis</i>	45,00	53,25	72,50	32,63	43,63	12,88	24,63	24,26	49,50	31,86	43,25	38,75												
<i>Halopteris scoparia</i>																	1,01		0,95	4,00				
<i>Hincksia granulosa</i>											0,01													
<i>Sphacelaria</i> sp.																	0,01							
<i>Sphacelaria brachygonia</i>	0,01																8,30		0,50	0,51		0,01		
<i>Sphacelaria fusca</i>																	3,75		0,25					
<i>Sphacelaria rigidula</i>																	5,00		1,00	0,11				
Ulvophyceae																								
<i>Bryopsis corymbosa</i>														0,50			0,09	0,76		0,01	0,25	0,01	0,25	
<i>Chaetomorpha aerea</i>	0,01	0,01	0,01	0,02	0,04	0,05		0,21		0,01	0,01	0,01	0,01	0,04			0,04		0,01	0,01	0,01	0,01		
<i>Cladophora</i> sp.		0,06	0,01		0,02	1,55		0,01	0,01			0,01			0,01		0,13		0,01		0,01		0,01	
<i>Cladophora albida</i>		0,13	0,01	0,01		0,01		0,01				0,01					0,01					0,01		
<i>Cladophora hutchinsiae</i>	0,01	0,09	0,08	0,02	0,01	0,38	0,45			0,07	0,02	0,02	0,06	0,03			0,30		0,26			0,15	0,20	
<i>Cladophora pellucida</i>	0,01										0,01													
<i>Cladophora rupestris</i>			0,01																					
<i>Codium tomentosum</i>																	0,25							
<i>Enteromorpha</i> sp.	0,01	0,07	0,02	0,01	0,01	0,13						0,01												
<i>Enteromorpha flabellata</i>		0,81	0,45	13,21		0,48	0,44			0,01		0,38		9,50							0,03	0,25	9,75	
<i>Enteromorpha ramulosa</i>			0,01									0,01												
<i>Lola implexa</i>																						0,01		
<i>Monostroma obscurum</i>		0,89	0,06	0,63						0,13		0,01	0,26		4,75			0,45	1,50	7,75	2,25	0,01	2,51	14,75
<i>Ulva</i> sp.		0,01			0,01	0,02						0,												

Tableau 3

Paramètres structuraux de la végétation pour les relevés de la ceinture à *Fucus spiralis* et des peuplements à Florideophyceae : nombre d'espèces (T), Recouvrement total (Rt), Recouvrement (R_i), Biomasse (B), indice de diversité (H') et Equitabilité (E) (d.m. : données manquantes).

Structural parameters of vegetation per sample of the vegetation belt of *Fucus spiralis* and communities of Florideophyceae : number of species (T), total cover (Rt), specific cover (R_i), biomass (B), diversity index (H') and Evenness (E) (d.m. : missing data).

Peuplements		<i>Fucus spiralis</i>						Florideophyceae			
Paramètres		T	Rt (en %)	H'	E	R_i <i>Fucus</i> (en %)	B <i>Fucus</i> (gMS.m ⁻²)	T	Rt (en %)	H'	E
Site 1	Février	19	72	1.51	0.36	45	159	12	73	0.36	0.10
	Avril	23	69	1.31	0.29	53	173	21	120	1.59	0.36
	Septembre	20	77	0.44	0.10	73	441	23	56	2.37	0.52
	Décembre	14	48	1.18	0.31	33	142	6	1	2.09	0.81
Site 2	Février	17	57	1.27	0.31	44	d.m.	47	74	2.93	0.53
	Avril	22	37	2.67	0.60	13	d.m.	18	60	1.77	0.42
	Septembre	4	26	0.31	0.16	25	d.m.	33	61	2.88	0.57
	Décembre	17	33	1.34	0.33	24	d.m.	33	70	2.93	0.58
Site 3	Février	14	64	1.12	0.29	50	213	27	50	2.70	0.57
	Avril	11	40	1.06	0.31	32	103	23	120	1.48	0.33
	Septembre	17	44	0.21	0.05	43	135	23	72	3.24	0.71
	Décembre	20	54	1.52	0.35	39	130	d.m.	d.m.	d.m.	d.m.

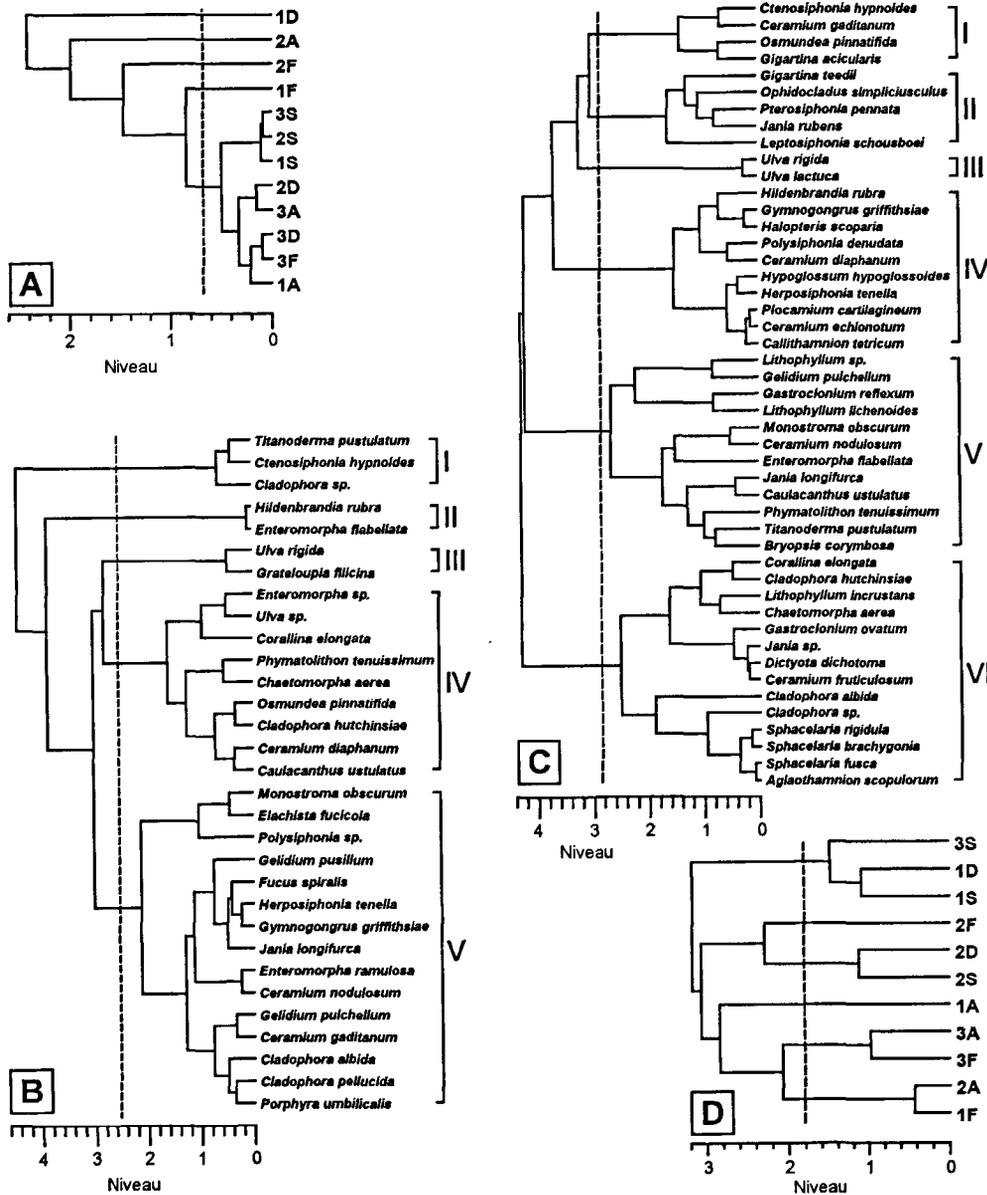


Figure 5
Classification des relevés et des espèces de la ceinture à *Fucus spiralis* (A et B) et des communautés à Florideophyceae (C et D) de Sidi Boulbra. Code des relevés : site (1, 2 ou 3) et mois (F : février; A : avril; S : septembre; D : décembre).

Cluster analysis of samples and species of *Fucus spiralis* belt (A and B) and communities of Florideophyceae (C and D) of Sidi Boulbra. Sampling code : site (1, 2 or 3) and month (F : February; A : April; S : September; D : December).

Tableau 4

Répartition et classement des principales espèces des platiers rocheux de Sidi Boulbra. (1 - plates-formes sujettes à l'ensablement, 2 - fissures et rigoles de drainage, 3 - cuvettes et vasques, 4 - substrats ombragés).

Distribution and classification of the main intertidal species of rocky platforms of Sidi Boulbra region. (1 - platforms with intermittent sand deposits, 2 - cracks and drainage trenches, 3 - pools, 4 - shaded substrates).

	Caractéristiques exclusives	Caractéristiques préférentielles	Accompagnatrices
Zone supralittorale	<i>Littorina neritoides</i> <i>Verrucaria maura</i>		
Zone eulittorale supérieure	<i>Fucus spiralis</i> <i>Lichina pygmaea</i> <i>Porphyra umbilicalis</i>	<i>Chthamalus montagui</i> <i>Enteromorpha flabellata</i> ¹ <i>Gelidium pusillum</i> ² <i>Grateloupia filicina</i> ³ <i>Hildenbrandia rubra</i> <i>Ralfsia verrucosa</i>	<i>Caulacanthus ustulatus</i> - <i>Ceramium gaditanum</i> - <i>C. nodulosum</i> - <i>Corallina elongata</i> - <i>Gelidium pulchellum</i> - <i>Gigartina teedii</i> - <i>Osmundea pinnatifida</i> - <i>Ulva</i> spp. Moulière à <i>Perna</i> et <i>Mytilus</i>
Zone eulittorale moyenne	<i>Mastocarpus stellatus</i>	<i>Chthamalus montagui</i> <i>Caulacanthus ustulatus</i> <i>Ceramium gaditanum</i> ¹ <i>C. nodulosum</i> <i>Gelidium pulchellum</i> <i>Gigartina teedii</i> <i>Leptosiphonia schousboei</i> Moulière à <i>Perna</i> et <i>Mytilus</i>	<i>Ceramium diaphanum</i> - <i>Corallina elongata</i> - <i>Enteromorpha flabellata</i> - <i>Gigartina acicularis</i> - <i>Grateloupia filicina</i> - <i>Monostroma obscurum</i> - <i>Osmundea pinnatifida</i> - <i>Ulva</i> spp. Végétation transgressive des flaques et cuvettes des niveaux inférieurs de la zone eulittorale moyenne : <i>Bifurcaria bifurcata</i> - <i>Cystoseira tamariscifolia</i> - <i>Dictyopteris membranacea</i> - <i>Dictyota dichotoma</i> - <i>Gigartina pistillata</i> - <i>G. teedii</i> - <i>Gracilaria multipartita</i> - <i>Grateloupia doryphora</i> - <i>Gymnogongrus patens</i> - <i>Halopitys incurvus</i> - <i>Halopteris scoparia</i> - <i>Hypnea musciformis</i> - <i>Jania longifurca</i> - <i>Mesophyllum lichenoides</i>
Zone eulittorale inférieure	<i>Bifurcaria bifurcata</i> <i>Bryopsis corymbosa</i> <i>Chondria coerulescens</i> <i>Gastroclonium reflexum</i> ⁴ <i>Grateloupia doryphora</i> <i>Lithophyllum lichenoides</i> <i>Lomentaria articulata</i>	<i>Ceramium diaphanum</i> <i>Corallina elongata</i> <i>Gelidium spinulosum</i> <i>Gigartina acicularis</i> ¹ <i>Gymnogongrus patens</i> <i>Osmundea pinnatifida</i> <i>Polysiphonia thuyoides</i> <i>Pterosiphonia complanata</i> Moulière à <i>Perna</i> et <i>Mytilus</i>	<i>Calliblepharis ciliata</i> - <i>C. jubata</i> - <i>Caulacanthus ustulatus</i> - <i>Ceramium nodulosum</i> - <i>Chthamalus montagui</i> - <i>Codium tomentosum</i> - <i>Dictyota dichotoma</i> - <i>Gastroclonium ovatum</i> - <i>Gelidium pulchellum</i> - <i>Gigartina pistillata</i> - <i>G. teedii</i> - <i>Gracilaria multipartita</i> - <i>Halopteris scoparia</i> - <i>Halurus equisetifolius</i> - <i>Mesophyllum lichenoides</i> - <i>Plocamium cartilagineum</i> - <i>Ulva</i> spp.
Zone sublittorale (non étudiée)	<i>Cystoseira tamariscifolia</i> <i>Gelidium sesquipedale</i> <i>Halopitys incurvus</i> <i>Laminaria ochroleuca</i> <i>Saccorhiza polyschides</i> ...		
	Faciès « stress-dépendants » à Corallinales Stades pionniers à Ulvophyceae	<i>Lithophyllum incrustans</i> , <i>Phymatolithon tenuissimum</i> <i>Enteromorpha flabellata</i> , <i>Monostroma obscurum</i> , <i>Ulva</i> spp.	

Enfin le relevé de février du site 2 et le groupe d'espèces VI, en particulier *Sphacelaria* spp. et, dans une moindre mesure, *Dictyota dichotoma*, caractérisent assez bien l'aspect hivernal du peuplement.

Les communautés à Florideophyceae de la zone eulittorale de Sidi-Boulbra apparaissent donc comme une mosaïque de groupements végétaux. Au côté de *Osmundea pinnatifida* qui est une des constantes de la végétation, les espèces dominantes changent suivant le site et la saison considérés.

Dans le site 1, la faible rugosité du platier et sa tendance à l'ensablement sont à l'origine de la relative pauvreté et de l'instabilité de la couverture végétale avec un faciès hivernal à *Osmundea pinnatifida*, un faciès transitoire à Ulvophyceae (*Enteromorpha flabellata*, *Monostroma obscurum* et *Ulva* spp.) en avril et un faciès d'été-automne à *Caulacanthus ustulatus*, *Ceramium nodulosum* et *Gelidium pulchellum*.

Dans le site 2, la rugosité plus marquée du platier permet le développement d'un peuplement plus riche et plus stable, avec également trois aspects saisonniers : un faciès hivernal à *Dictyota dichotoma* et *Sphacelaria* spp., un faciès printanier à *Osmundea pinnatifida* et *Gigartina acicularis* et un faciès d'été-automne à *Dictyota dichotoma*, *Halopteris scoparia*, *Plocamium cartilagineum* et diverses Ceramiales.

Enfin, les zones subhorizontales exondables du platier plus étroit du site 3 se distinguent par une végétation dominée par des espèces gazonnantes : *Leptosiphonia schousboei*, *Osmundea pinnatifida* et *Gigartina acicularis* en hiver-printemps et, comme dans le site 1, *Caulacanthus ustulatus*, *Ceramium nodulosum* et *Gelidium pulchellum* en septembre, auxquelles s'ajoutent les Ulvophyceae *Enteromorpha flabellata*, *Monostroma obscurum* et *Ulva rigida* dont le développement est probablement lié à une régression estivale du peuplement.

Sur la base de la zonation intertidale, les peuplements étudiés dans les sites 1 et 2 sont représentatifs de la zone de transition entre les niveaux eulittoraux moyen et inférieur, alors que celui du site 3 appartient plus strictement à la zone eulittorale moyenne.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les peuplements algaux de Sidi Boulbra sont caractéristiques des larges platiers semi-exposés du littoral atlantique marocain. Ils font la transition entre les communautés à affinités boréales du nord-est Atlantique et celles à caractère plus méridional de l'Afrique occidentale. En l'absence

de la plupart des ceintures de Fucales caractéristiques des côtes nord-européennes, le littoral marocain est largement dominé par les Florideophyceae. La confrontation de l'ensemble de nos observations avec les données de la littérature nous a permis de classer altitudinalement les principales espèces du platier (tab. 4). Les résultats confirment la subdivision de la zone eulittorale proposée par Gayral (1958). Parmi les espèces caractéristiques de l'eulittoral supérieur (tab. 4), plusieurs avaient été retenues par cet auteur et par Feldmann (1955) : *Lichina pygmaea*, *Porphyra* sp., *Fucus spiralis*, *Ralfsia verrucosa*, *Enteromorpha* sp. Le peuplement à *Enteromorpha flabellata* qui précède la ceinture à *Fucus spiralis* du site 1, existe dans d'autres secteurs du littoral et, en particulier, dans la région de Rabat (Dangeard, 1958). La ceinture à *F. spiralis* est présente sur l'ensemble du littoral occidental marocain où elle atteint sa limite méridionale (Feldmann, 1955 ; Werner, 1962). Jusqu'à présent, dans l'eulittoral moyen, peu d'algues avaient été choisies pour caractériser les communautés à Florideophyceae : *Caulacanthus ustulatus* et *Lithophyllum lichenoides* (Feldmann, 1955 ; Dangeard, 1958, Gayral, 1958). Sur les côtes sénégalaises et aux Canaries, *Caulacanthus ustulatus* est également associé à ce niveau (Souricé, 1954 ; Lawson, 1966, Lawson et Norton, 1971). À Sidi Boulbra, les algues caractéristiques *sensu lato* de l'eulittoral moyen sont *Caulacanthus ustulatus*, *Ceramium gaditanum*, *C. nodulosum*, *Gelidium pulchellum*, *Gigartina teedii* et *Mastocarpus stellatus*. Parmi celles-ci, seule la dernière paraît y être strictement inféodée. Par contre, conformément à divers travaux réalisés au Maroc et au Portugal (Elkaim, 1967 ; Gantès, 1967 ; Saldanha, 1974 ; Santos et Melo, 1984), *Lithophyllum lichenoides* ne doit pas être considéré comme une algue eulittorale moyenne car sa position sur l'estran coïncide assez bien avec les changements floristiques qui marquent le début de l'eulittoral inférieur. Parmi les quelques espèces déjà proposées par Feldmann (1955) et Gayral (1958) pour caractériser cette zone, nous retenons : *Gelidium spinulosum*, *Gigartina acicularis*, *Osmundea pinnatifida* et *Bifurcaria bifurcata*, auxquelles nous ajoutons : *Bryopsis corymbosa*, *Ceramium diaphanum*, *Chondria coerulescens*, *Corallina elongata*, *Gastroclonium reflexum*, *Grateloupia doryphora*, *Gymnogongrus patens*, *Lomentaria articulata*, *Polysiphonia thuyoides* et *Pterosiphonia complanata*. Au Maroc, comme sur les côtes européennes exposées (Dizerbo, 1959 ; Godin, 1981), *Osmundea pinnatifida*, bien que fréquent dans l'eulittoral moyen, atteint son plein développement (taille et abondance) dans l'eulittoral inférieur. À l'instar d'autres localités du Maroc occidental et du nord-est Atlantique (Gayral, 1958 ; Lüning, 1990), les cuvettes profondes du platier et les niveaux inférieurs de la zone eulittorale se distinguent par la transgression d'espèces sublittorales (*Calliblepharis* spp., *Codium tomentosum*, *Cystoseira tamariscifolia*, *Dictyopteris membranacea*, *Gigartina pistillata*, *Halopitys incurvus*, *Halurus equisetifolius*, *Hypnea musciformis*, *Mesophyllum lichenoides*, *Plocamium cartilagineum* et *Halopteris scoparia*). Au Maroc, comme dans l'Atlantique nord-est (Lewis, 1964), le début de la zone sublittorale est marqué par l'apparition de Laminariales (*Saccorhiza polyschides* et *Laminaria ochroleuca*). La végétation intertidale de Sidi Boulbra se rapproche de celle décrite par Ardré (1971) dans le sud-ouest du Portugal. Par

contre, hormis quelques similitudes au niveau de la zone supralittorale, elle se distingue très nettement de celle des Canaries par l'abondance de certaines espèces tempérées et par l'absence ou la rareté des algues à affinités méridionales qui sont caractéristiques de ces îles (Lawson et Norton, 1971 ; Acuna-Gonzalez, 1972 ; Gil-Rodriguez et Wilpret de la Torre, 1980).

La morphologie de l'estran (largeur du platier et rugosité), la nature du substrat (grès), la présence et l'instabilité des sédiments et l'hydrodynamisme influencent, en grande partie, la composition et l'organisation de la végétation. Dans le site 1, la faible rugosité du substrat détermine une zonation intertidale nette des peuplements. Dans le site 2, par contre, la zonation est moins évidente. La largeur plus importante de l'estran, probablement responsable du cantonnement de la moulière au niveau des hautes et des basses mers, est à l'origine de la faible différenciation des peuplements eulittoraux supérieurs. En revanche, la forte rugosité du platier permet le développement d'une riche végétation eulittorale moyenne et inférieure. La présence ponctuelle de faciès spécialisés à Corallinaceae encroûtantes « stress-dépendantes » (*Lithophyllum incrustans*, *Phymatolithon tenuissimum*) sous-entend l'existence d'agents externes qui éliminent les organismes dressés plus compétitifs. Les herbivores abondants tels que *Patella intermedia* Jeffreys, *P. aspersa* Röding et surtout *Paracentrotus lividus* (Lamarck), doivent contribuer à la différenciation de certains de ces faciès mais il faut également envisager l'action abrasive des sédiments présents sur l'estran.

Sur les platiers de Sidi Boulbra, *Fucus spiralis* est une espèce permanente et dominante de la zone eulittorale supérieure. Ses valeurs de biomasse sont comparables à celles mesurées dans des localités battues du littoral espagnol (140 à 500 gMS.m⁻²) et inférieures à celles des secteurs abrités (467 à 1262 gMS.m⁻²; Niell, 1977 ; Sarasua et al., 1984). Conformément au cycle végétatif décrit dans l'Atlantique Nord (Ardré, 1971 ; Niemeck et Mathieson, 1976 ; Robertson, 1987), la biomasse maximale est atteinte en fin d'été. Décrite aux Pays-Bas, l'Association à *Fucus spiralis* (*Fucetum spiralis* den Hartog, 1959) caractérise la zone eulittorale supérieure des secteurs calmes ou légèrement battus du littoral nord atlantique (Davy de Virville, 1964 ; Bert, 1981). À Sidi Boulbra, la richesse floristique de la ceinture à *F. spiralis* est très élevée, supérieure même à celle trouvée dans les communautés bien différenciées des Pays-Bas (tab. 5). Elle possède peu d'éléments en commun avec celles décrites ailleurs (*Corallina elongata*, « *Falkenbergia rufolanosa* », *Gelidium pusillum*, *Hildenbrandia rubra*, *Porphyra umbilicalis*, *Elachista fucicola*, *Cladophora rupestris*, *Enteromorpha ramulosa* et *Ulva lactuca*) et se distingue par l'abondance des espèces tempérées et surtout par la présence d'espèces lusitaniennes ou à affinités tropicales (*Caulacanthus ustulatus*, *Ctenosiphonia hypnoides*, *Enteromorpha flabellata*, *Grateloupia filicina*, *Herposiphonia tenella*, *Leptosiphonia schousboei*, et *Phymatolithon tenuissimum*). Son faciès ensablé à *Enteromorpha flabellata* est comparable à celui à Ulvophyceae décrit aux Pays-Bas par den Hartog (1959).

Contrairement à la ceinture à *F. spiralis*, les communautés à Florideophyceae de Sidi Boulbra ne sont pas dominées par une seule algue mais par différentes espèces reflétant

Tableau 5

Richesse floristique de différentes ceintures à *Fucus spiralis* et de quelques communautés à Florideophyceae de l'Atlantique Nord (d.m. : données manquantes).

Floristic richness of various Fucus spiralis belts and some Florideophyceae communities of the North Atlantic region (d.m. : missing data).

Peuplements à	Surfaces échantillonnées	Nombre d'espèces par relevé	Total	Localités	Références
<i>Fucus spiralis</i>	1 à 20 m ²	4 - 9	19	Pays-Bas	den Hartog, 1959
	d.m.	d.m.	32	Pays-Bas	Nienhuis, 1980
	1000 à 2500 cm ²	4 - 7	11	Angleterre	Russell, 1973
	500 cm ²	1 - 13	19	Portugal	Monteiro-Marques <i>et al.</i> , 1982
	1 à 2 m ²	1 - 5	9	Canaries	Gil-Rodriguez et Wildpret de la Torre, 1980
	3200 cm ²	4 - 23	44	Maroc	Ce travail
Florideophyceae					
<i>Corallina officinalis</i>	400 cm ²	2 - 14	23	Manche	Bellan-Santini, 1963
<i>Osmundea pinnatifida</i>	400 cm ²	3 - 11	22		
<i>Corallina elongata</i>	500 cm ²	8 - 21	53	Portugal	Monteiro-Marques <i>et al.</i> , 1982
<i>Lithophyllum lichenoides</i>	500 cm ²	2 - 9	16		
<i>Caulacanthus ustulatus</i>	100 à 600 cm ²	6 - 13	24	Canaries	Gil-Rodriguez et Wildpret de la Torre, 1980
<i>O. pinnatifida</i> et divers	1600 cm ²	6 - 47	68	Maroc	Ce travail

des aspects saisonniers ou des particularités environnementales locales. Comparativement à d'autres peuplements atlantiques d'algues rouges, leur richesse floristique est élevée (tab. 5). Les groupements mis en évidence offrent beaucoup de similitudes avec ceux décrits par Ardré (1970, 1971) dans des sites comparables du sud-ouest du Portugal avec, notamment, un grand développement des espèces tolérant l'ensablement (*Caulacanthus ustulatus*, *Ceramium gaditanum*, *C. fruticulosum*, *Ctenosiphonia hypnoides*, *Gigartina acicularis*, *Leptosiphonia schousboei*, *Ophidocladus simpliciusculus* et *Sphacelaria fusca*). Ils s'en distinguent par un mélange plus marqué d'espèces de mode calme (*Ceramium gaditanum*, *Gastrolonium reflexum*, *Gelidium pusillum*) et de mode battu (*Callithamnion tetricum*, *Caulacanthus ustulatus*, *Osmundea pinnatifida*, *Lithophyllum lichenoides*, *Lomentaria articulata*, *Gigartina acicularis*) dû à la conjonction d'un large platier peu incliné et d'une houle forte et fréquente.

Pour l'ensemble des communautés étudiées, les variations saisonnières sont en étroite relation avec les conditions environnementales et le cycle biologique des espèces dominantes. Selon le modèle d'évolution des phytocénoses algales proposé par Ballesteros i Sagarra (1992), on peut distinguer deux phases au cours de l'année, une « phase de diversification » marquée par une organisation relativement équilibrée du peuplement (diversité et Équitabilité maximales) puis une « phase de production » correspondant au développement optimal de ou des espèces dominantes (diversité et Équitabilité minimales). Pour la ceinture à *Fucus spiralis*, la première phase se déroule en

hiver-printemps et la seconde en été-automne. Pour les communautés à Florideophyceae, l'évolution s'inverse avec une période d'organisation en été-automne et une phase de production au début de l'année. Des variations annuelles analogues ont été observées sur le littoral atlantique espagnol (Sarasua *et al.*, 1984 ; Sierra et Fernandez, 1984). Au Maroc, cette évolution cyclique peut être perturbée par divers agents environnementaux (tempêtes, ensablement, abrasion par les galets, forte dessiccation, exploitation des moulières par l'homme) qui, en détruisant le peuplement, permettent l'installation transitoire d'éphémérophytes opportunistes (Ulvophyceae).

En conclusion, cette première analyse du phytobenthos intertidal d'une portion du littoral atlantique marocain encore épargnée par la pollution peut constituer un point de référence pour la surveillance de la qualité des eaux de la région. Enfin, sur le plan des ressources algales, elle apporte de nouvelles informations concernant divers agrophytes (*Gelidium* spp. et *Gracilaria multipartita*) et carraghénophytes (*Gigartina* spp., *Grateloupia* spp., *Gymnogongrus* spp. et *Mastocarpus stellatus*) potentiellement exploitables au Maroc.

Remerciements

Nous tenons à remercier tous les participants aux missions de prélèvement et notamment Mme Maryse Gerbal, Mme Valérie Rico-Raimondino et M. Patrice Francour.

RÉFÉRENCES

- Acuna-Gonzalez A. (1972). Observaciones ecológicas sobre las algas de una zona del litoral de Las Galletas, Tenerife. *Vieraea* 2, 2-9.
- Ardré F. (1970). Contribution à l'étude des algues marines du Portugal. I. La flore. *Portug. Act. Biol.* 10, 1-423.
- Ardré F. (1971). Contribution à l'étude des algues marines du Portugal. II. Écologie et chorologie. *Bull. Cent. Etud. Rech. sci. Biarritz* 8, 359-375.

- Ballesteros i Sagarra E. (1992). *Els vegetals i la zonació litoral : especies, comunitats i factors que influeixem en la seva distribució*. Institut d'Estudis Catalans ed. Barcelona, 616 p.

- Bellan-Santini D. (1963). Comparaison sommaire de quelques peuplements rocheux de l'infralittoral supérieur en Manche et en Méditerranée. *Rec. Trav. St. mar. Endoume* 30, 43-75.

- Belvèze H.** (1983). Influence des facteurs hydroclimatiques sur la disponibilité en sardine (*Sardina pilchardus Walbaum*) dans la pêcherie marocaine atlantique. *Trav. Doc. Dév. Pêche marit.*, ISPM Maroc **38**, 59 p., 19 pl. h. t.
- Bert J.J.** (1981). Répartition géographique des Fucacées sur les côtes de Basse Normandie. *Bull. Soc. linn. Normandie* **109**, 48-54.
- Birje J.W.** (1995). *Étude spatio-temporelle des peuplements phyto-benthiques du littoral de Sidi Boulbra (Province de Safi, Maroc Atlantique)*. Thèse Doct. Sci. Univ. Aix-Marseille II, 214 p.
- Bornet E.** (1892). Les algues de P.K.A. Schousboe. *Mém. Soc. nation. Sci. nat. et Mathém. Cherbourg* **28**, 165-376.
- Burollet P.A.** (1935). Les horizons bionomiques supérieurs de la côte marocaine au sud de Rabat. *Bull. Soc. Sci. nat. Maroc* **15**, 1-22.
- Burollet P.A.** (1936). Les horizons bionomiques supérieurs de la côte marocaine au sud de Rabat (2^e partie : l'étage aérohalin). *Bull. Soc. Sci. nat. Maroc* **16**, 23-61.
- Dangeard P.** (1937). Sur les zones d'algues marines du Maroc occidental. *C. R. Acad. Sci.* **204**, 795-797.
- Dangeard P.** (1949a). Les algues marines de la côte occidentale du Maroc. *Botaniste* **34**, 89-189.
- Dangeard P.** (1949b). Les algues marines de la côte occidentale du Maroc. *Bull. Soc. linn. Bordeaux*, 2 p.
- Dangeard P.** (1958). Observations sur quelques Ulvacées du Maroc. *Botaniste* **42**, 5-63.
- Davy de Virville A.** (1964). Nouvelles recherches sur les ceintures de végétation du littoral atlantique de l'hémisphère boréal. *Rev. gén. Bot.* **71**, 173-199.
- Dizerbo A.H.** (1959). *Laurencia pinnatifida* (Huds.) Lam., sa position bionomique, son association sur les côtes du Massif Armoricaïn. *Colloq. internation. du C.N.R.S. Dinard*, 101-107.
- El Ahdal M.** (1994). La mer, valeur sûre de l'économie marocaine. *Océanorama* **22**, 25-27.
- El Kadiri R.** (1988-1989). *Les algues marines au Maroc*. Rapp. Ministère Pêches marit. et Marine marchande, Maroc, 77 p.
- Elkaim B.** (1967). Recherches bionomiques sur les biocoenoses du substrat solide dans l'estuaire de l'oued Bou Regreg (Maroc). *Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc* **47**, 295-315.
- Elkaim B.** (1972). Contribution à l'étude écologique d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg, 1^e partie. *Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc* **52**, 131-339.
- Erimesco P.** (1965). La mer et l'atmosphère des côtes marocaines. *Bull. Inst. Pêches marit.* **13**, 3-20.
- Erimesco P.** (1967). L'hydrologie de l'Atlantique sur le plateau continental marocain. *Bull. Inst. Pêches marit.* **15**, 5-31.
- Erimesco P.** (1969). Observation sur l'hydrologie du plateau continental atlantique du Maroc. *Bull. Inst. Pêches marit.* **17**, 3-10.
- Feldmann J.** (1953). La zonation des algues sur la côte atlantique du Maroc, comparée à celle de la Manche. *C. R. Soc. Biogéogr.* **259**, 34-35.
- Feldmann J.** (1955). La zonation des algues sur la côte atlantique du Maroc. *Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc* **35**, 9-17.
- Fuentes J.M., F.X. Niell** (1981). Spatial structure of a mid level intertidal community. Some comments on sampling. *Botanica Marina* **24**, 135-138.
- Gantès H.** (1967). Aperçu de la zonation de la côte rocheuse marocaine. *Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc* **47**, 317-327.
- Gayral P.** (1958). Algues de la côte atlantique marocaine. *La nature au Maroc*, Soc. Sci. nat. phys. ed. Rabat **2**, 523 p.
- Gayral P.** (1961). Liste commentée des algues marines nouvelles pour le Maroc reconnues depuis 1949. *Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc* **41**, 1-18.
- Gil-Rodríguez M.C., W. Wildpret de la Torre** (1980). Contribución al estudio de la vegetación ficologica marina del litoral canario. *Enciclopedia Canaria*, Aula de cultura de Tenerife ed., 100 p.
- Godin J.** (1981). Modalités de la fixation et de la dispersion du *Laurencia pinnatifida* (Hudson) Lamouroux (Rhodophycée, Ceramiales) sur les substrats rocheux de mode battu. *Botanica Marina* **24**, 245-249.
- Guilcher A., F. Joly** (1954). Recherches sur la morphologie de la côte atlantique du Maroc. *Trav. Inst. sci. chérifien, Sér. Géol. Géogr. phys.*, 140 p.
- Hartog C. den** (1959). The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands. *Wentia*, 241 p.
- Kinani A.** (1988). Les principales algues macrophytes marines d'intérêt économique et exploitation au Maroc. *Trav. doc. I.S.P.M. Maroc* **59**, 46 p.
- Lawson G.W.** (1966). The littoral ecology of west Africa. *Oceanogr. mar. Biol. ann. Rev.* **4**, 405-448.
- Lawson G.W., T.A. Norton** (1971). Some observations on littoral and sublittoral zonation at Tenerife (Canary Islands). *Botanica Marina* **14**, 116-120.
- Lewis J.R.** (1964). *The ecology of rocky shores*. English Univ. Press, London, 323 p.
- Lüning K.** (1990). *Seaweeds. Their environment, biogeography and ecophysiology*. Wiley-Interscience Publ., Wiley and Sons ed. New York, 527 p.
- Maggs C.A., M.H. Hommersand** (1993). *Seaweeds of the British Isles. Vol. 1 Rhodophyta. Part 3A Ceramiales*. HMSO, London, 444 p.
- Mazancourt J. de** (1960). Étude écologique et biologique de la végétation algale de l'estuaire de l'oued Bou Regreg (Maroc). *Trav. Inst. sci. chérifien, Ser. bot.* **16**, 95 p.
- Monteiro-Marques V., C. Sousa-Reis, J. Calvário, J.C. Marques, R. Melo, R. Santos** (1982). Contribuição para o estudo dos povoamentos bentónicos (substrato rochoso) da costa ocidental portuguesa. Zona intertidal. *Oecologia aquatica* **6**, 119-145.
- Nam K.W., C.A. Maggs, D.J. Garbary** (1994). Resurrection of the genus *Osmundea* with an emendation of the generic delineation of *Laurencia* (Ceramiales, Rhodophyta). *Phycologia* **33**, 384-395.
- Niell F.X.** (1974). Les applications de l'Indice de Shannon à l'étude de la végétation intertidale. *Bull. Soc. phycol. Fr.* **19**, 238-254.
- Niell F.X.** (1977). Método de recolección y área mínima de muestreo en estudios estructurales macrofitobentos rocoso intermareal de la Ría de Vigo. *Invest. pesq.* **42**, 509-521.
- Niemeck R.A., A.C. Mathieson** (1976). An ecological study of *Fucus spiralis* L.. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **24**, 38-48.
- Nienhuis P.H.** (1980). The epilithic algal vegetation of the SW Netherlands. *Nova Hedwigia* **33**, 94 p.
- Robertson B.L.** (1987). Reproductive ecology and canopy structure of *Fucus spiralis* L. *Botanica Marina* **30**, 475-482.
- Russell G.** (1973). Phytosociological studies on a two-zone shore. II. Community structure. *J. Ecol.* **60**, 539-545.
- Saldanha L.** (1974). Estudio do povoamento dos horizontes superiores da rocha litoral da costa da Arabida (Portugal). *Arq. Mus. Boc.* (2^o sér.), **5**, 382 p.
- Santos R., R. Melo** (1984). Estudo dos padrões de zonação vertical dos povoamentos algais da região intertidal da costa de Peniche. *Cuad. Marisq. Publ. Téc.* **7**, 103-111.
- Sarasua A., I. Alkain, B. Perez, J.A. Fernandez, A. Uriarte, M.D. San Millan, M. Ascacibar, M. Ibañez** (1984). Estudio estructural del macrofitobentos intermareal de Guipuzcoa. *Actas IV Simp. Iber. estud. Benthos mar. Lisboa, Vol III*, 8 p.
- Sierra F., C. Fernández** (1984). El horizonte de *Corallina elongata* en la costa central de Asturias (N de España). I. Área mínima y distribución espacial. *Inv. Pesq.* **48**, 255-268.
- Sourié R.** (1954). Contribution à l'étude écologique des côtes rocheuses du Sénégal. *Mém. Inst. fr. Afr. noire* **38**, 342 p.
- Timoule A.** (1985). *Évolution et potentialités de la pêche au Maroc*. Imprimeries SONIR, Casablanca, 223 p.
- Werner R.G.** (1962). Essai d'une étude de la répartition des cryptogames marines et maritimes du Maroc. *Bull. Soc. Sci. nat. Maroc* **42**, 1-33.