

Contraintes du milieu sur les populations de *Donax trunculus* L. et *Donax venustus* Poli du littoral atlantique marocain

Donax trunculus
Donax venustus
Côte atlantique marocaine
Distribution géographique
Hydrodynamisme

Donax trunculus
Donax venustus
Moroccan Atlantic coast
Geographical distribution
Hydrodynamism

Jacques GUILLOU^a et Abdellatif BAYED^b

^a Centre National de la Recherche Scientifique, Laboratoire d'Océanographie Biologique, Université de Bretagne Occidentale, 6 avenue Le Gorgeu, 29287 Brest cedex, France.

^b Institut Scientifique, Université Mohammed V, Département de Zoologie et Écologie Animale, B.P. 703, Rabat-Agdal, Maroc.

Reçu le 22/05/90, révisé le 01/10/90, accepté le 16/10/90.

RÉSUMÉ

Les populations de *Donax trunculus* et *Donax venustus* sont échantillonnées le long du littoral atlantique marocain de Tanger à Tarfaya (cap Juby) en 1986 et 1987. La répartition géographique de l'espèce dominante *D. trunculus* apparaît largement influencée par l'hydrodynamisme lié aux houles. Ce phénomène se révèle conditionné par le degré d'inclinaison des fonds subtidiaux au niveau de l'avant-côte en deçà d'une profondeur limite correspondant à l'isobathe de 30 m. Un modèle de distribution est établi en fonction de ce paramètre. Au-dessous d'une valeur-seuil de 2 km les plages n'hébergent pas de *Donax*. Les densités maximales relevées sur l'ensemble des sites restent peu élevées et suggèrent le rôle de «facteur limitant» de l'instabilité hydrodynamique.

L'analyse de la distribution de *Donax venustus* révèle l'intervention du facteur climatique. Cette espèce apparaît uniquement sur les estrans soumis à une nette influence des vents alizés. L'explication peut être attribuée au caractère relativement sténotherme d'une espèce à affinité subtidale, les écarts thermiques étant atténués dans ces secteurs en raison du phénomène d'upwelling.

Oceanologica Acta, 1991, **14**, 3, 291-298.

ABSTRACT

Distributions of *Donax trunculus* L. and *Donax venustus* Poli along the Moroccan Atlantic coast as related to environmental factors.

Populations of *Donax trunculus* and *Donax venustus* were sampled along the Moroccan Atlantic coast from Tanger to Tarfaya (Cape Juby) in 1986 and 1987. All the investigated beaches are surf-exposed and belong to the dissipative system. The geographical distribution of the dominant species *D. trunculus* appears to be obviously influenced by swell-related hydrodynamics. This phenomenon is controlled by the slope on the nearshore side of a critical 30 m depth, and can be expressed in terms of the distance from the coast of the corresponding isobath. A model of adult density distribution is based on this parameter. When the distance in question is less than 2 km, *Donax* are absent. The maximal densities observed are on the whole weak and suggest the limiting function of this hydrodynamic instability.

Analysis of the geographical distribution of *D. venustus* also suggests a climatic

influence, the occurrence of this species on the shore being correlated with the intensity of the trade winds. The explanation is to be found in the relative stenothermy of a species with subtidal affinity, the temperature range being reduced in these upwelling areas.

Oceanologica Acta, 1991. 14, 3, 291-298.

INTRODUCTION

L'étude de l'écosystème des plages de sables fins de la côte atlantique marocaine a débuté en 1981 à Mehdiya dans la région de Rabat (Bayed, 1982). La relative abondance du mollusque bivalve *Donax trunculus* a permis une analyse détaillée de sa dynamique de population (Bayed et Guillou, 1985). Ces travaux s'intègrent dans le cadre général des études déjà réalisées sur cette espèce en Atlantique, sur les côtes charentaises (Faure, 1970), en baie de Douarnenez (Guillou et le Moal, 1980), A l'île d'Oléron (Ansell et Lagardère, 1980), et en Méditerranée, sur les côtes françaises (Massé, 1971, 1972 ; Amouroux, 1974 ; Bodoy et Massé, 1978 ; Ansell et Bodoy, 1979) et algériennes (Moueza, 1972 ; Moueza et Chessel, 1976 ; Ansell *et al.*, 1980a).

Les résultats obtenus à Mehdiya montrent une stratégie de recrutement et de croissance originale chez cette population en situation moyenne dans son aire de distribution géographique. La ségrégation entre juvéniles et adultes, inverse de celle observée en baie de Douarnenez, laisse entrevoir que les fluctuations climatiques ainsi que l'intensité de l'hydrodynamisme jouent un rôle important. De nombreux travaux, réalisés en particulier au niveau de l'écosystème sud-africain, ont déjà mis en évidence l'influence de ce dernier facteur sur les peuplements des plages et notamment les populations de *Donax* (MacLachlan, 1983, 1988 ; MacLachlan et Hesp, 1984 ; Brown et MacLachlan, 1990).

Ceci a motivé, dès 1985, une extension de l'étude à l'ensemble du littoral atlantique marocain, de Tanger (cap Spartel) à Tarfaya (cap Juby). Sur ces plages soumises dans leur ensemble à un fort hydrodynamisme et à de larges variations climatiques, les fluctuations d'abondance des deux espèces dominantes de mollusques, *Donax trunculus* et *Donax venustus*, soulignent l'impact des facteurs abiotiques au niveau de leur répartition spatio-temporelle. L'influence de ces facteurs est analysée ici, dans un premier temps sur le plan géographique, par le biais des distributions quantitatives des deux espèces.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les espèces

Donax trunculus L. : Cette espèce atlantico-méditerranéenne (Ansell et Lagardère, 1980), signalée jusqu'en Mer Noire, est largement répandue sur les plages du littoral

nord-est atlantique. Sa répartition s'étend en effet de la baie de Douarnenez, limite nord de cette espèce tempérée (Guillou et Le Moal, 1980), jusqu'au Sénégal (Fischer *et al.*, 1981). elle est typiquement intertidale en Atlantique et limitée à l'infralittoral superficiel en Méditerranée (Massé, 1971 ; Amouroux, 1974 ; Salas, 1987).

Donax venustus Poli : celle-ci est également atlantico-méditerranéenne (Pasteur-Humbert, 1962 ; Ansell et Lagardère, 1980). Elle ne pénètre pas la sous-province tempérée chaude lusitanienne puisqu'elle ne dépasse pas Huelva (Salas, 1987), frontière reconnue entre les sous-provinces lusitanienne et méditerranéenne (Glémarec, 1978). Elle occupe l'ensemble de la province subtropicale (ou province tropicale externe) de Gibraltar au cap Blanc. elle est essentiellement infralittorale, colonisant peu les plages atlantiques, tandis qu'en Méditerranée elle prend le relais de *D. trunculus* avec la profondeur croissante (Amouroux, 1974 ; Salas-Casanova, 1987).

Les deux espèces, caractéristiques des milieux à haute énergie, ont une éthologie alimentaire de type suspensivore (Ansell, 1983). D'autre part, de taille moyenne inférieure à celle de *D. trunculus*, mais doté d'un pied encore plus puissant, *D. venustus* démontre une plus grande vivacité à se réenfouir dans le sédiment (observation personnelle).

Le milieu

Le secteur d'étude s'étend entre les parallèles de Tanger au nord et Tarfaya au sud, soit sur 8° de latitude (fig. 1).

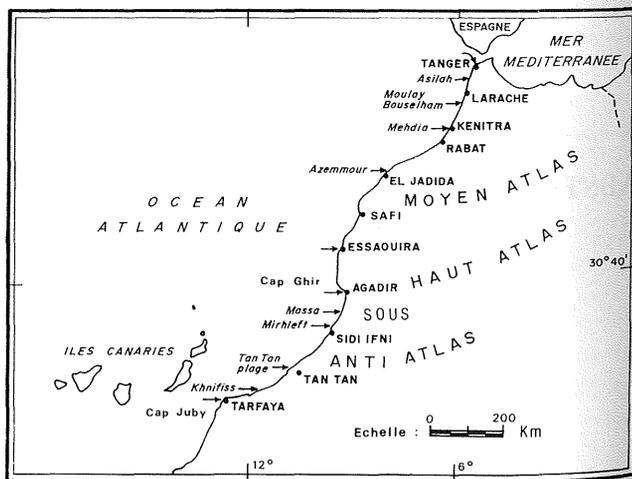


Figure 1

Localisation des sites étudiés (flèches) le long de la côte atlantique marocaine.
Location of the sampling sites (arrows) along the Moroccan Atlantic coast.

Tableau

Principales caractéristiques granulométriques, topographiques, climatiques et densités de *Donax* dans les sites classés selon le gradient latitudinal.

Main characteristics of the sites classified according to the latitudinal range : granulometry (median of the saturated zone, trask index), topography (beach width and slope), air temperature, rainfall, trade winds (frequency, speed), density of *Donax*.

PLAGES	GRANULOMETRIE DU SEDIMENT (zone de saturation)		TOPOGRAPHIE DE L'ESTRAN		TEMPERATURES AIR		PLUVIOMETRIE	VENTS ALIZES SECTEURS N à NE		DENSITES MAXIMALES ADULTES	
	Médiane (µm)	Indice de Trask	Largeur coef. 95 (m)	Pente (%)	Maximum annuel (°C)	Minimum annuel (°C)		Moyenne annuelle (mm)	Fréquence annuelle totale	Vitesse moyenne annuelle (m/s)	<i>Donax trunculus</i> (N/m ²)
Tanger (TG)	190-210	1.20	42	4.0	21.7	13.5	748	29	8.9	8	0
Asilah (AS)	210-270	1.22	158	1.2	21.2	12.5	700	45	3.3	5	< 1
Moulay Bou Selham (MB)	-	-	20	6.0	21.3	12.5	660	45	3.3	0	0
Medhia (MH)	250-290	1.23	111	2.4	22.3	12.6	621	129	11.7	20	0
Azemmour (AZ)	190-230	1.20	173	1.4	20.8	13.3	367	446	9.6	44	20
Essaouira (ES)	170-220	1.18	179	1.2	19.8	14.5	270	575	12.1	36	3
Agadir (AG)	190-230	1.21	170	1.3	23.4	13.2	227	7	2.6	32	0
Massa (MS)	270-370	1.24	114	2.2	22.3	14.8	178	66	4.2	5	0
Mirhleft (MR)	250-330	1.25	140	1.4	21.3	16.2	130	125	7.0	15	0
Tan Tan (TT)	230-270	1.50	45	6.0	23.3	15.0	88	606	15.0	0	0
Khnifiss (KH)	180-200	1.14	197	1.3	22.5	15.7	31	670	14.3	1	106
Tarfaya (TF)	170-180	1.15	139	1.9	21.8	16.5	31	734	13.7	1	1

Le trait de côte relativement rectiligne, interrompu par la chaîne du Haut-Atlas, possède une orientation générale de nord-nord-est à sud-sud-ouest. L'ensemble du littoral est largement exposé aux houles qui montrent un caractère saisonnier : en été, elles sont orientées de secteur nord-ouest à nord-nord-ouest tandis qu'en hiver elles sont de secteur sud-ouest à sud-sud-ouest. La principale caractéristique climatique des côtes étudiées réside dans la circulation des vents alizés de secteurs nord à nord-est qui soufflent donc selon une direction plus ou moins parallèle à la côte. Leur régime est cyclique : ils sont faibles en hiver, se développent à partir du printemps, s'intensifient en été et régressent en automne. Les alizés engendrent des remontées d'eaux froides, désignées plus généralement upwellings, qui constituent le caractère hydrologique majeur de cette région. Leur durée et leur intensité dépendent de la fréquence et de la vitesse des vents alizés, un décalage d'environ trois heures ayant été ainsi observé entre le renforcement du vent et les effets en surface de l'upwelling tels que la diminution de la température et l'émergence des sels nutritifs (Grall *et al.*, 1982). On distingue classiquement, entre Tanger et Tarfaya, deux principales zones de remontées d'eaux froides (Furnestin, 1959 ; Belvèze, 1984). La première est localisée entre Safi et le cap Ghir ; la seconde débute entre Sidi Ifni et Tan Tan et se poursuit au-delà de Tarfaya. Dans la baie d'Agadir, les vents soufflent de l'est ou de l'ouest selon une direction privilégiée dictée par l'orientation de la plaine du Souss, emprisonnée entre les chaînes montagneuses du Haut-Atlas et de l'Anti-Atlas. De ce fait l'upwelling est pratiquement absent de la baie. Les moyennes mensuelles des températures de l'air sont établies sur une période de 10 ans aux différentes stations littorales ou extraites d'études climatologiques (Delannoy, 1973). Les moyennes annuelles des maximales (tab.) varient entre 20°C (Essaouira) et 23°C (Agadir), alors que les minimales moyennes oscillent entre 12°C (Rabat) et

16°C (Sidi Ifni). L'amplitude thermique annuelle, inversement proportionnelle à l'intensité des vents alizés, est de l'ordre de 5°C dans les localités où les upwellings sont dominants et peut atteindre 10°C dans les autres sites.

Stratégie d'échantillonnage

Sur cette vaste étendue de côte douze plages ont été sélectionnées. Leur présélection est fonction de plusieurs facteurs : gradient latitudinal, hydroclimat (présence éventuelle d'upwelling), géomorphologie locale (configuration de la côte, présence d'une jetée, d'une barrière rocheuse, proximité d'un oued), topographie (évaluation de la pente et de la largeur de l'estran), granulométrie (mesurée à différents niveaux de l'estran). Sur chacune des plages, une prospection est réalisée selon une radiale-type d'une centaine de mètres de large et perpendiculaire au rivage, où les stations sont réparties selon le gradient bathymétrique. Le prélèvement unitaire est effectué à la bêche et représente un carré de 25 cm de côté. Un échantillonnage aléatoire de huit prélèvements au minimum est réalisé à chaque station. Dans la partie inférieure de l'estran cette technique se révèle inappropriée en raison du déferlement constant. La bêche est alors remplacée par un carottier de douze centimètres de diamètre. Les prélèvements, au nombre de vingt par station, sont tamisés sur maille de 1 mm et fixés au formol à 8 %. Des échantillons de sédiment pour analyse granulométrique ainsi que des mesures de la température de l'eau à basse-mer sont également réalisés. Ces mesures, toujours effectuées à la même heure, sont donc comparables. D'autre part, intensité et fréquence des vents sont prises en compte, afin d'estimer l'impact climatique des alizés par le biais de l'upwelling. Ces deux grandeurs sont disponibles aux stations météorologiques littorales du réseau national. L'échantillonnage, réalisé en automne, a

du être réparti, en raison des distances, sur deux années consécutives : octobre 1986 pour les localités au nord d'Agadir et novembre 1987 pour celles situées au sud.

Les principales caractéristiques des sites sont regroupées dans le tableau.

RÉSULTATS

Dans l'optique d'une analyse comparative des sites, une homogénéisation des données doit être effectuée. En effet, les densités globales de *D. trunculus* comme celles de *D. venustus* peuvent se trouver largement influencées par les recrutements annuels, phénomènes saisonniers difficiles à appréhender en raison du caractère ponctuel des campagnes. Les résultats exposés tiennent donc essentiellement compte des valeurs relatives aux adultes, distingués des juvéniles sur la base des structures démographiques, et dont les variations de densités sont plus représentatives car réparties sur plusieurs classes d'âge et donc sur plusieurs années.

Le gradient bathymétrique, dans ce contexte d'instabilité hydrodynamique, apparaît également comme une source de variations des densités (Leber, 1982), l'hétérogénéité étant accentuée par des phénomènes de ségrégation spatiale intraspécifique ou de migrations (Amouroux, 1974 ; Ansell, 1983 ; Bayed et Guillou, 1985 ; Donn *et al.*, 1986 ; Guillou et Le Moal, 1980). Afin d'y pallier et traduire l'adaptation optimale de l'espèce à son milieu, chaque plage est caractérisée par la station où les adultes sont les mieux représentés (tab.).

Les données ainsi standardisées ne font pas apparaître de corrélation entre les densités d'adultes de *Donax* et le gradient latitudinal représenté par le classement des sites. Cependant, une nette réduction des densités de *D. trunculus* est notée en direction du sud à partir de la plage de Mirhleft.

Dans un second temps les densités sont confrontées avec les facteurs du milieu regroupés dans le tableau. Il en ressort qu'aucun des facteurs considérés ne permet d'expliquer l'ensemble des variations observées dans l'abondance des deux espèces. Cependant, les plages à forte pente révèlent une quasi absence de *Donax*. Bien qu'elle ne constitue pas un critère explicatif de l'ensemble des fluctuations observées, une forte pente de l'estran reflète l'instabilité et suggère donc le rôle prépondérant de l'hydrodynamisme dans le contrôle des densités. Ceci implique la recherche d'un paramètre plus globalement représentatif de cette instabilité.

Hydrodynamisme et distribution des *Donax*

Mesure de l'hydrodynamisme

Sur la côte atlantique marocaine, l'hydrodynamisme est principalement sous la dépendance de la houle. Les courants de marées y sont en général relativement faibles, de

l'ordre de 10cm/s (Hemoud, 1987), et ne se font sentir notablement qu'aux embouchures des oueds et des lagunes : 1 m/s au goulet de la lagune de Moulay Bou Selham par exemple (Bayed *et al.*, 1987).

La pente de l'avant-côte et la géomorphologie (cap, baie) déterminent la configuration des isobathes subtidales. Ceux-ci jouent un rôle primordial dans la disposition des plans de vagues et des orthogonales de houle et contrôlent l'intensité avec laquelle cette dernière va aboutir sur une plage (Pinot, 1968, 1972). A l'approche de la côte, la houle subit, à partir d'une profondeur critique égale à la moitié de sa longueur d'onde (L), un frottement qui se traduit par une diminution de son énergie, d'autant plus importante que la pente est faible. étant donné l'absence de mesures directes de la houle sur chaque site, la pente de l'avant-côte constitue donc, compte-tenu de la régularité du trait de côte, un critère permettant de quantifier l'impact de la houle sur l'estran.

La relation de Gestner " $L = 1,56 T^2$ " (Lacombe, 1971) permet de déterminer les profondeurs seuils (ou critiques) en fonction de la période (T) des différentes houles qui concernent la côte atlantique marocaine. Pour les périodes les plus fréquentes, qui varient de 7 à 18 secondes, la longueur d'onde (L) varie respectivement de 76 à 505 m. Ceci conduit à considérer comme profondeur seuil ($L/2$), avec une marge de sécurité, l'isobathe des 30 mètres, le critère de mesure retenu sur le plan cartographique étant son éloignement par rapport à la côte : plus cette distance est grande, plus la pente est faible et plus la houle est amortie en arrivant sur la plage. Ceci se traduit, sur le terrain, par l'observation d'une large zone de surf, contrairement aux plages fortement battues par la houle où la zone de surf est relativement réduite.

Distribution des *Donax*

La figure 2 montre une bonne corrélation entre la densité des adultes de *D. trunculus* et l'éloignement par rapport à la côte de l'isobathe des 30 m.

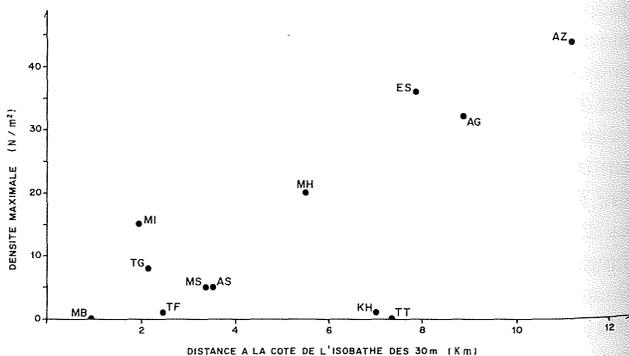


Figure 2

Densités maximales d'adultes de *Donax trunculus* relevées sur chaque site, en fonction de la distance à la côte de l'isobathe des 30 mètres. Abrév. : Tanger (TG), Asilah (AS), Moulay Bou Selham (MB), Mehdia (MH), Azemmour (AZ), Essaouira (ES), Agadir (AG), Massa (MS), Mirhleft (MI), Tan Tan (TT), Khnifiss (KH), Tarfaya (TF).

Maximal densities of the adults of *Donax trunculus* at the sampling sites related to the distance of the 30 m isobath from the coast. Abbrev. : Tanger (TG), Asilah (AS), Moulay Bou Selham (MB), Mehdia (MH), Azemmour (AZ), Essaouira (ES), Agadir (AG), Massa (MS), Mirhleft (MI), Tan Tan (TT), Khnifiss (KH), Tarfaya (TF).

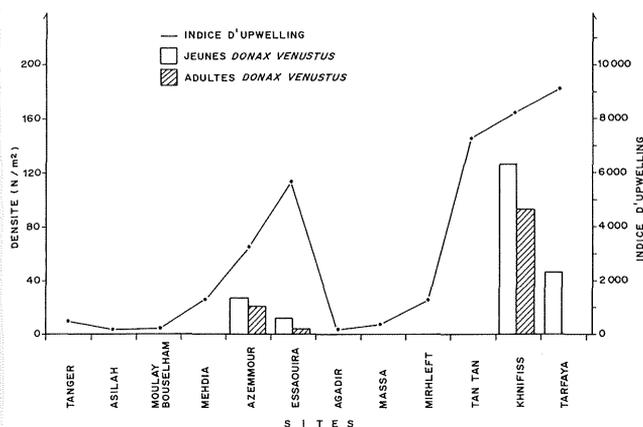


Figure 3

Indices d'upwelling et densités maximales de *Donax venustus* relevés sur l'ensemble des sites classés selon le gradient latitudinal. *Upwelling index and maximal densities of adults of Donax venustus at the sampling sites classified according to the latitudinal range.*

Les sites à forte pente subtidale n'hébergent pas ou peu de *Donax* alors que ceux à faible pente correspondent aux densités les plus élevées. Seuls deux sites font exception à ce schéma : Khnifiss et Tan Tan. Ils présentent en effet, sur le plan géomorphologique, des traits originaux qui les distinguent des autres sites, ces derniers étant caractérisés dans leur ensemble par un trait de côte régulier et une continuité sédimentaire entre l'estran et l'avant-côte. Le site de Tan Tan se singularise par la présence, en bas de plage, d'une barrière rocheuse qui rompt cette continuité sur les plans hydrodynamique et sédimentaire. Il en résulte une forte pente intertidale, proche de celle de Moulay Bou Selham, plage dépourvue de macrofaune, où la pente est la plus élevée de tous les sites prospectés. La présence de cette crête rocheuse se traduit également par une dérive latérale du sédiment, d'où une instabilité sédimentaire accentuée (Pinot, 1968).

Le site de Khnifiss constitue la seconde exception au schéma en raison des faibles densités de *D. trunculus*. Cette raréfaction peut être liée à la proximité d'une lagune dont l'embouchure engendre un courant très net. Le sable, enrichi en fraction fine (25 % du poids représentés par la fraction inf. à 160 μm), est plus compact que sur les autres sites. Ces conditions pourraient être défavorables à *D. trunculus*. Ce site présente par contre les plus fortes densités enregistrées chez *D. venustus* (90 adultes par mètre carré en moyenne), cette espèce étant également absente ou peu représentée dans les sites à hydrodynamisme accentué. Ceci suggère donc que le modèle de distri-

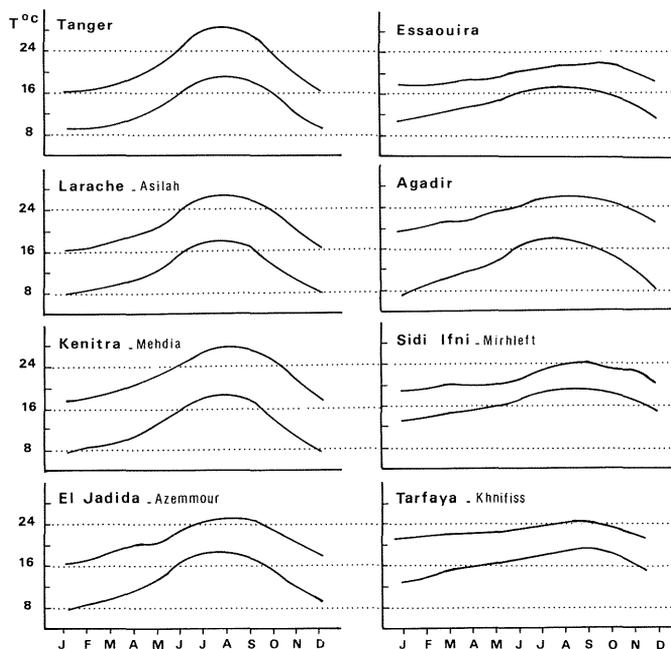


Figure 4

Températures aériennes mensuelles (moyennes sur 10 ans) enregistrées aux stations météorologiques (gros caractère) les plus proches des sites (petit caractère, le cas échéant).

Monthly air temperatures (10 - year averages) recorded at the meteorological stations (large type) closest to the sites (small type, if necessary).

bution établi s'applique aux deux *Donax*.

Il est ainsi possible de distinguer un seuil limite d'hydrodynamisme, au-delà duquel les *Donax* ne peuvent subsister, et qui correspond à une distance à la côte de l'isobathe des 30 m inférieure à 2 km.

Hydroclimat et distribution de *D. venustus*

Les densités de *D. venustus* sont en général peu élevées sur l'ensemble des plages à l'exception du site de Khnifiss. Son absence totale de plusieurs estrans aboutit à une distribution discontinue le long de la côte atlantique marocaine (tab.). Si l'hydrodynamisme paraît influencer la distribution de *D. venustus*, il n'en explique cependant pas la répartition globale, l'espèce étant absente ou très peu représentée dans certains sites à hydrodynamisme modéré comme Agadir. L'intervention d'autres facteurs reste donc à préciser. La confrontation des densités avec les différents facteurs du milieu permet de déceler une relation avec la fréquence des vents alizés, à l'exception du site de Tan Tan pour la raison déjà signalée. Afin de quantifier l'influence de ces vents et mesurer ainsi indirectement celle de l'upwelling sur la côte atlantique marocaine, intensité et fréquence des alizés de secteurs nord à nord-est ont été combinées. Leur produit permet ainsi d'obtenir un "indice d'upwelling". La figure 3 montre les variations de densité de *D. venustus* en fonction de ce paramètre. Il en ressort que là où l'indice d'upwelling est supérieur à 2000 les densités de cette espèce sont les plus élevées. Cette influence

de l'upwelling trouverait sa justification sur un plan climatique. Il est établi en effet que les vents alizés induisent par leur régime un profil thermique annuel caractéristique. L'observation des courbes de température mensuelles aériennes (fig. 4) montre que dans les sites sous influence de ces vents (Azemmour, Essaouira, Khnifiss et Tarfaya) les écarts thermiques sont plus faibles que dans les autres sites. L'amplitude annuelle ne dépasse pas 5°C dans le secteur de Khnifiss, le plus riche en *D. venustus*. Les autres plages colonisées par cette espèce montrent elles aussi des amplitudes annuelles faibles qui ne dépassent pas 8°C et demeurent toujours inférieures à celles des régions où elle est absente.

DISCUSSION

Donax et hydrodynamisme

Les travaux relatifs à la morphologie des plages et à la dynamique de la zone de surf ont permis de définir initialement deux types fondamentaux : le système réfléchif et le système dissipatif (Guza et Inman, 1975). Dans le cas d'une réflexion totale, le déferlement se réalise d'une façon brutale et à proximité de l'estran. Ceci correspond en général à une forte pente de plage et une instabilité extrême du sédiment. En revanche, sur une plage à système totalement dissipatif, la pente de la plage sous-marine et celle de l'estran sont faibles, le déferlement commence loin au large et la zone de surf est très étendue. L'approche mathématique de la classification des plages est relativement récente (Guza et Inman, 1975). Les auteurs proposent une relation dans laquelle interviennent la période et l'amplitude de la houle juste avant le déferlement, ainsi que la pente de l'estran ou de la plage sous-marine. Cette relation a permis de définir, entre les systèmes dissipatif et réfléchif, quatre états morphodynamiques intermédiaires (Short et Wright, 1983 ; Wright et Short, 1984). Dans la plupart des travaux d'écologie, le degré d'exposition est exprimé dans une terminologie conventionnelle (modes exposé, battu, semi-abrité, abrité) dont l'appréciation est relative et souvent subjective. Cependant, une autre démarche est proposée au niveau de l'écosystème sud-africain (McLachlan, 1980 ; Brown et McLachlan, 1990) tenant compte à la fois des paramètres biologiques et morphodynamiques : hauteur maximale d'une vague, largeur de la zone de surf, pourcentage de sable très fin (63 µm-125 µm), médiane granulométrique, profondeur de la zone de réduction, présence d'animaux fouisseurs sédentaires. L'auteur définit ainsi une échelle d'exposition à vingt degrés. Une approche similaire est effectuée par Allen et Moore (1987) au Pays de Galles sur des plages couvrant également une large gamme d'exposition.

Ces démarches se révèlent cependant difficilement transposables aux plages marocaines considérées, peu différentes géomorphologiquement, et toutes soumises à un degré élevé d'hydrodynamisme. Le modèle d'évaluation de

l'impact de ce dernier sur les populations de *Donax* représente donc un schéma simplificateur adapté à ce milieu : il ne considère que les plages largement exposées aux houles qui constituent la dominante de cette aire géographique. Ce sont toutes des plages dissipatives et à haute énergie. Dans ce cadre relativement homogène, la principale source de variation réside dans la modulation de l'hydrodynamisme. Ce facteur est essentiellement contrôlé par le degré d'inclinaison du plateau continental au niveau de l'avant-côte et peut être mesuré par la distance à la côte de l'isobathe des 30 mètres. Les densités des deux espèces apparaissent nettement corrélées avec ce paramètre. Le gradient utilisé concrétise ainsi le degré de "dissipativité" des plages, facteur physique dont *D. trunculus*, et à un degré moindre *D. venustus*, représentent les "indicateurs biologiques". Au-delà d'un seuil donné d'hydrodynamisme, l'excès d'instabilité sédimentaire liée aux houles conduit à des plages pratiquement dépourvues de *Donax* (Moulay Bou Selham, Tan Tan).

Le schéma établi sur les côtes marocaines peut être étendu à d'autres latitudes, en particulier à la baie de Douarnenez où les densités élevées de *D. trunculus*, supérieures à 100 adultes/m² (Guillou, 1982), correspondent à une réduction encore plus nette de l'hydrodynamisme. Alors que la baie apparaît relativement exposée aux houles dominantes d'ouest, cette atténuation résulte principalement d'une faible pente subtidale : la distance à la côte de l'isobathe des 30 mètres atteint 15 km et est ainsi supérieure aux valeurs les plus élevées des côtes marocaines. Par ailleurs, la structure quasi-linéaire de la relation densité-hydrodynamisme sur les plages marocaines, ainsi que les densités significativement supérieures de *D. trunculus* en baie de Douarnenez (plus du double de la densité maximale d'adultes observée au Maroc), confirment le rôle dominant de l'hydrodynamisme comme facteur limitant l'occupation des estrans marocains par les populations de *Donax*.

Donax et hydroclimat

L'intervention des facteurs climatiques dans la distribution des *Donax* est mise en évidence dans l'analyse plus particulière de la distribution de *D. venustus*. Sa répartition géographique, plus limitée que celle de *D. trunculus*, apparaît discontinue sur les côtes du littoral atlantique marocain. La prise en compte des facteurs climatiques permet de constater que la localisation géographique des plages qu'elle colonise coïncide avec les secteurs où les vents alizés se font sentir de façon particulièrement marquée. Dans ces sites soumis à l'upwelling, l'amplitude thermique annuelle de l'air et a fortiori de l'eau de mer est réduite. Or, *D. venustus* est une espèce à affinité subtidale, localisée, notamment en Méditerranée, plus en profondeur que *D. trunculus* (Massé, 1971 ; Amouroux, 1974 ; Salas-Casanova, 1987). Ces observations suggèrent ainsi une explication en relation avec son caractère moins eurhythme que celui de *D. trunculus*, les espèces subtidales présentant en général une tolérance thermique inférieure à celle des espèces intertidales (Ansell, 1983 ; Southward, 1958 ; Kennedy et Mihursky, 1971). Cette tolérance plus

étroite de certaines populations de *Donax* vis-à-vis des écarts thermiques a été démontrée expérimentalement (Ansell *et al.*, 1980b) chez une autre espèce, *D. vittatus*, qui occupe dans les régions septentrionales une niche écologique proche de celle de *D. venustus*. La remontée de cette dernière en zone intertidale, uniquement dans les secteurs à upwelling, s'expliquerait ainsi par l'existence de conditions climatiques moins fluctuantes que dans les secteurs où n'intervient pas le phénomène. Cette hypothèse est confortée par les observations de Bayed et Glémarec (1987) qui signalent sur la plateforme nord-marocaine une émergence de la faune tempérée froide et moyenne du circalittoral du large sous l'action des remontées d'eau froide. A l'intérieur de la zone à upwelling, au nord d'Agadir, et notamment à Essaouira, les densités de *D. venustus* restent toujours plus faibles que celles de *D. trunculus*. Plutôt qu'une compétition interspécifique, difficilement concevable en raison de la faible occupation du milieu, l'explication pourrait être d'ordre climatique. Dans ce secteur, les températures moyennes mensuelles ne dépassent jamais 20°C, tandis que les moyennes hivernales peuvent descendre jusqu'à 15°C. Ces valeurs pourraient représenter les conditions limites respectivement pour la reproduction et la survie de la population de *D. trunculus*. McLachlan et Young (1982) signalent une cause probable de mortalité chez *D. sordidus*, suite à des difficultés de réenfouissement lors de basses températures induites par l'upwelling. Il

s'agirait d'une particularité de la population atlantique de *D. venustus* en regard de celle de Méditerranée qui peut supporter des conditions hivernales plus rigoureuses (Massé, 1972). Un décalage analogue de tolérance thermique est également observé entre les populations atlantiques et méditerranéennes de *D. trunculus* (Bayed, 1990). L'influence des facteurs climatiques sur la distribution de *D. venustus* ne doit cependant pas conduire à négliger le rôle des contraintes hydrodynamiques. Le site de Khnifiss, où l'hydrodynamisme est modéré, montre en effet des densités nettement supérieures à celles de Tarfaya, géographiquement et climatiquement proche, mais où l'instabilité est très accentuée. Ce dernier facteur apparaît déterminant dans la distribution d'abondance des deux espèces, alors que le facteur climatique, par le biais de l'upwelling, module la distribution géographique de *D. venustus*.

Remerciements

Ce travail a été réalisé dans le cadre de l'Action Intégrée n° 155 de la coopération franco-marocaine. Nous tenons à remercier le Professeur M. Glémarec pour ses remarques constructives dans l'élaboration du manuscrit, ainsi que

RÉFÉRENCES

- MM. C. Tartu et H. Boubkari pour leur active participation sur le terrain comme au laboratoire.
- Allen P.L. and J.J. Moore (1987). Invertebrate macrofauna as potential indicators of sandy beach instability. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **24**, 109-125.
- Amouroux J.-M. (1974). Étude des peuplements infralittoraux de la côte du Roussillon. 3 : Variations spatiales et saisonnières. *Vie Milieu*, **24**, 2B, 254-321.
- Ansell A.D. (1983). The biology of the genus *Donax*. In : *Sandy beaches as ecosystems*, A. McLachlan et T. Erasmus, éditeurs, W. Junk Publishers, The Hague, 607-635.
- Ansell A.D. and A. Bodoy (1979). Comparison of events in the seasonal cycle for *Donax vittatus* and *Donax trunculus* in European waters. In : *Cyclic Phenomena in Marine Plants and Animals*, E. Naylor et R.G. Hartnoll, éditeurs, 191-198.
- Ansell A.D. and F. Lagardère (1980). Observations on the biology of *Donax trunculus* and *Donax vittatus* at Ile d'Oléron (French Atlantic coast). *Mar. Biol.*, **57**, 287-300.
- Ansell A.D., L. Frenkiel and M. Moeza (1980 a). Seasonal changes in tissue weight and biochemical composition for the Bivalve *Donax trunculus* L. on the Algerian coast. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **45**, 105-116.
- Ansell A.D., P.R.O. Barnett, A. Bodoy and H. Massé (1980 b). Upper temperature tolerances of some European Molluscs. II : *Donax vittatus*, *Donax semistriatus* and *Donax trunculus*. *Mar. Biol.*, **58**, 41-46.
- Bayed A. (1982). Écologie descriptive et dynamique des plages de la région de Rabat (Maroc). *Thèse de Doctorat 3^{ème} cycle, Université de Bretagne Occidentale, Brest*, 123 pp.
- Bayed A. (1990). Reproduction de *Donax trunculus* sur la côte atlantique marocaine. *Cah. Biol. mar.*, **31**, 11 pp.
- Bayed A., P.C. Beaubrun et M. Thévenot (1987). Merja Zerga (lagune de Moulay Bou Selham) et Sebkhâ Bou Areg (lagune de Nador). In : *Zones humides et lacs peu profonds d'Afrique*, B. Davies et F. Gasse, éditeurs, *Trav. Doc. ORSTOM*, **211**, 35-45.
- Bayed A. et M. Glémarec (1987). La plateforme continentale atlantique nord-marocaine : bionomie et zoogéographie. *Oceanologica Acta*, **87**, 1, 111-121.
- Bayed A. et J. Guillou (1985). Contribution à l'étude des populations du genre *Donax* : la population de *Donax trunculus* L. (Mollusca, Bivalvia) de Mehdiâ (Maroc). *Annl. Inst. océanogr., Paris*, **61**, 2, 139-147.
- Belvèze H. (1984). Biologie et dynamique des populations de Sardine (*Sardina pilchardus* Walbaum) peuplant les côtes atlantiques du Maroc. *Thèse de Doctorat d'État, Université de Bretagne Occidentale, Brest*, 513 pp.
- Bodoy A. et H. Massé (1978). Quelques paramètres permettant de suivre la production organique d'un mollusque bivalve au cours d'un cycle saisonnier. *Publ. Sci. Tech. CNEXO, Actes Colloques*, **7**, 753-766.
- Brown A.C. and A. McLachlan (1990). *Ecology of sandy shores*. Elsevier, Amsterdam, 328 pp.
- Delannoy M. (1973). Contribution à l'étude climatologique de la province de Tarfaya. In : *Contribution à l'étude scientifique de la province de Tarfaya*. Travaux de l'Institut des Sciences chérifien et Faculté des Sciences, série générale, **3**, 15-60.
- Donn T.E. Jr., D.J. Clarke, A. McLachlan and P. Du Toit (1986). Distribution and abundance of *Donax serra* Riding (Bivalvia : Donacidae) as related to beach morphology. I: Semilunar migrations. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **102**, 121-131.

- Faure G.** (1970). Bionomie et écologie de la macrofaune des substrats meubles des côtes charentaises. *Téthys*, **1**, 3, 751-778.
- Fischer W., G. Bianchi et W.B. Scott, éditeurs** (1981). Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Atlantique centre-est ; zones de pêche 34, 47. Fonds canadien de Dépôt, Ottawa, Ministère des Pêcheries et Océans, Canada, vol. 6 (Bivalves).
- Furnestin J.** (1959). L'hydrologie du Maroc atlantique de 1949 à 1953. *Trav. Inst. Sci. Tech. Pêches Marit.*, **23**, 1, 5-77.
- Glémarec M.** (1978). Distributions bathymétrique et latitudinale des bivalves du Golfe de Gascogne. *Haliotis*, **9**, 1, 45-48.
- Grall J.-R., P. Le Corre et P. Tréguer** (1982). Short-time variability of primary production in coastal upwelling of Morocco. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **180**, 221-227.
- Guillou J.** (1982). Variabilité des populations de *Donax trunculus* et *Donax vittatus* en baie de Douarnenez. *Neth. J. Sea Res.*, **16**, 88-95.
- Guillou J. et Y. Le Moal** (1980). Aspects de la dynamique des populations de *Donax trunculus* et *Donax vittatus* en baie de Douarnenez. *Annls Inst. océanogr., Paris*, **56**, 1, 55-64.
- Guza R.T. et D.L. Inman** (1975). Edge waves and beach cusps. *J. Geophys. Res.*, **80**, 21, 2997-3012.
- Hemmoud A.** (1987). Morpho-sédimentologie du littoral du Haut-Atlas septentrional, Maroc atlantique. *Thèse de Doctorat de 3^{ème} cycle, Université de Bretagne Occidentale, Brest*, 327 pp.
- Kennedy V.S. et J.A. Mihursky** (1971). Upper temperature tolerances of some estuarine bivalves. *Chesapeake Sci.*, **12**, 193-204.
- Lacombe H.** (1971). *Les mouvements de la mer : courants, vagues, houle et marées*. Doin Ed., Paris.
- Leber K.M.** (1982). Bivalves (*Tellinacea : Donacidae*) on a North Carolina beach : contrasting population size structures and tidal migrations. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **7**, 297-301.
- Massé H.** (1971). Étude quantitative de la macrofaune des peuplements des sables fins infralittoraux. 2: La baie du Prado (golfe de Marseille). *Téthys*, **3**, 1, 113-158.
- Massé H.** (1972). Contribution à l'étude de la macrofaune des peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. 6: Données sur la biologie des espèces. *Téthys*, **4**, 1, 63-83.
- McLachlan A.** (1980). The definition of sandy beaches in relation to exposure: a simple rating system. *S. Afr. J. Sci.*, **76**, 137-138.
- McLachlan A.** (1983). Sandy beach ecology a review. In : *Sandy beaches as ecosystems*, A. McLachlan et T. Erasmus, éditeurs, Dr. W. Junk Publishers, The Hague, 321-380.
- McLachlan A.** (1988). Behavioural adaptations of sandy beach organisms : an ecological perspective. In : *Behavioral adaptation to intertidal life*, G. Chelazzi et M. Vannini, éditeurs, Plenum Publishing Corporation, 449-475.
- McLachlan A. et N. Young** (1982). Effects of low temperature on the burrowing rates of four sandy beach molluscs. *J. Exp mar. Biol.*, **65**, 275-284.
- McLachlan A. et P. Hesp** (1984). Faunal response to morphology and water circulation of a sandy beach with cusps. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **19**, 133-144.
- Moueza M.** (1972). Contribution à l'étude de la biologie de *Donax trunculus* (mollusque lamellibranche) dans l'Algérois : éthologie en baie de Bou-Ismaël. *Téthys*, **4**, 3, 745-756.
- Moueza M. et D. Chessel** (1976). Contribution à l'étude de la biologie de *Donax trunculus* L. (mollusque lamellibranche) dans l'Algérois: analyse statistique de la dispersion le long d'une plage en baie de Bou-Ismaël. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **21**, 211-221.
- Pasteur-Humbert C.** (1962). Les mollusques marins testacés du Maroc. Catalogue non critique. II: Scaphopodes et lamellibranches. *Trav. Inst. Sci. Cherif.*, **28**, 245 pp.
- Pinot J.-P.** (1968). Accumulations marines. In : *Encyclopedia Universalis*, **1**, 112-120.
- Pinot J.-P.** (1972). Plages. I : *Encyclopedia Universalis*, **13**, 95-102.
- Salas C.** (1987). Ecologia de los Donacidae (Mollusc, Bivalvia) de la Bahía de Malaga (S.E. de Espana). *Investigacion pesq.*, **51**, 1, 67-77.
- Salas-Casanova C.** (1987). The Donacidae of the Bay of Malaga (Spain). Taxonomy. *Basteria*, **51**, 33-50.
- Short A.D. et L.D. Wright** (1983). Physical variability of sandy beaches. In: *Sandy beaches as ecosystems*, A. McLachlan et T. Erasmus, éditeurs, Junk, The Hague, 133-144.
- Southward A.J.** (1958). Note on the temperature tolerance of some intertidal animals in relation to environmental temperatures and geographical distribution. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **37**, 49-66.