

N° d'ordre : 3558

THESE

En vue de l'obtention du : **DOCTORAT**

Centre de Recherche : Biotechnologies Végétale et Microbienne, Biodiversité et Environnement

Structure de Recherche : Laboratoire de Biodiversité, Ecologie et Génome

Discipline : Biologie

Spécialité : Ecologie Marine et Environnement

Présentée et soutenue le 11/12/2021 par :

Oussama BOUOUAROUR

Les herbiers de *Zostera noltei* Hornemann et faune macrobenthique associée dans les écosystèmes semi-fermés de l'Atlantique marocain

JURY

Abdelaziz BENHOUSSA	PES, Université Mohammed V, Faculté des Sciences - Rabat	Président / Rapporteur
Bouabid BADAOU	PH, Université Mohammed V, Faculté des Sciences - Rabat	Examinateur /Rapporteur
Mohamed MAANAN	Maître de conférences HDR, Université de Nantes	Examinateur /Rapporteur
Ahmed ERRHIF	PES, Université Hassan II, Faculté des Sciences -Casablanca	Examinateur
Hocein BAZAIRI	PES, Université Mohammed V, Faculté des Sciences - Rabat	Directeur de Thèse

Année Universitaire : 2020/2021

Remerciements

La réalisation d'une thèse est une longue épreuve pas toujours facile. Aussi, je tiens à dire un grand MERCI à toutes les personnes qui ont été à mes côtés pendant ces années et qui m'ont permis d'arriver au bout de ce travail. Ce manuscrit marque la fin d'une aventure. Une aventure d'années remplie d'apprentissages, de discussions, de stress, de doutes et surtout de belles rencontres.

Je tiens en premier lieu à remercier **Professeur Hocein BAZAIRI**, mon directeur de thèse, pour son soutien et ses conseils avisés qui m'ont permis d'arriver ici aujourd'hui. Merci tout particulier à toi Professeur, pour ton très fort investissement, tes nombreux conseils, ta rigueur, le partage de ta haute compétence scientifique et humaine dont il m'a fait bénéficier au cours de mes années de recherche, ce qui a largement contribué au bon déroulement et à l'aboutissement de ce travail.

Que **Professeur Abdelaziz BENHOUSSA**, directeur du laboratoire Biodiversité, Écologie et Génome à la Faculté des Sciences de Rabat, trouve ici l'expression de toute ma reconnaissance pour m'avoir accueilli dans son laboratoire depuis mon mémoire de Master et pour m'avoir donné accès aux moyens logistiques du laboratoire. Je lui adresse aussi mes vifs sincères remerciements de m'avoir fait l'honneur de présider le jury de ma thèse de Doctorat.

Mes remerciements se dirigent vers **Professeur Bouabid BADAOU**, Professeur Habilité à la Faculté des Sciences de Rabat, pour avoir aimablement accepté d'être rapporteur de ce travail et de faire partie de mon jury. Je lui adresse mes sentiments les plus respectueux.

Je tiens à remercier chaleureusement **Professeur Mohamed MAANAN**, Maître des conférences HDR à l'Université de Nantes pour son aide cruciale à la réalisation de ce travail en matière des analyses des sédiments. Je le remercie d'avoir suivi avec un grand intérêt ce travail en prenant toujours le temps de donner des conseils pratiques. Il me fait le grand plaisir d'être rapporteur de ma thèse et aussi membre du jury de ma soutenance

Je remercie également **Professeur Ahmed ERRHIF**, Professeur de l'Enseignement Supérieur à la Faculté des Sciences Aïn Chock Casablanca, pour avoir accepté d'être examinateur de ma thèse et d'être membre du jury de soutenance. Qu'il soit assuré de ma sincère reconnaissance.

Comment ne pas remercier également mes compagnons d'aventure, M. Reda EL KAMCHA notre ingénieur avec son expertise en identification des amphipodes et réalisation des cartes sous SIG et M. Soilam BOUTOUMIT notre politicien pour ses solutions et son soutien inconditionnel. J'ai vraiment passé de très bons moments avec vous. Vous avez toujours été là, vous êtes géniaux, ne changez pas trop... enfin quand même un peu car tout le monde a des défauts 😊. Un immense merci à Dr Oussama BOUARAKIA, que de supers moments passés ensemble, tu es sans conteste un super compagnon d'aventure, toujours à l'écoute et prêt à aider. Aussi, je tiens à remercier M. Soufian FANID pour son aide, sa disponibilité et son soutien éminent durant des moments difficiles de cette thèse.

J'exprime aussi toute mon amitié et mes sincères remerciements à tous les anciens et présents étudiants chercheurs du Laboratoire Biodiversité, Écologie et Génome qui n'ont jamais cessé de m'encourager au cours de la réalisation de ce travail. Je remercie Feirouz TOUHAMI, Hala AINOUI, Zineb EL FATOUANI, Laila EL QANDSI, Loubna BOUTAHAR, Imane RAHMOUNI, Halima LOUIZI, Ayoub BAALI et tous les autres pour tous les bons moments passés ensemble et pour les nombreuses discussions à la fois agréables et très constructives. Je vous souhaite bonne chance et surtout un bon courage pour la suite !

Et surtout pas, je n'oublierais pas de remercier « ma deuxième famille 'AMPD' ». Je pense particulièrement à M. Bellahcen mon président, les couples (Rachida & Mouhcine, Kawtar & Kamal). Vous avez su être présents, vous m'avez soutenu, entouré. Vous êtes formidables, merci pour tout !

Je tiens également à remercier très chaleureusement tous mes proches, indispensables à cette réussite. Un grand merci à tous mes amis, Sherou, Asmae, El Mehdi et Issam, ma joie ne serait pas quotidienne sans vous.

Et pour finir, je remercie mes parents et ma sœur, mes deux frères, mon neveu, pour leur aide et leur soutien inconditionnel et indéfectible. Nul mot ne saurait exprimer à sa juste valeur le dévouement et le profond respect que je porte envers vous. Rien au monde ne pourrait compenser tout ce que vous avez fait pour moi. Que ce travail soit le témoignage de ma gratitude et de mon grand amour.

Toutes mes excuses enfin aux personnes qui ont participé à ce travail, et que j'ai dû oublier de citer sur le papier uniquement !

Résumé

Les herbiers marins remplissent des fonctions trophiques et structurelles importantes dans les écosystèmes côtiers où elles existent. Ce travail de recherche a pour objectif de fournir pour la première fois des connaissances précises sur les herbiers de *Zostera noltei* Hornemann ainsi que les communautés benthiques associées qui colonisent les habitats intertidaux de six écosystèmes semi-fermés le long des côtes atlantiques marocaines, en l'occurrence les lagunes de Merja Zerga, Oualidia, Sidi Moussa et Khnifiss, l'estuaire de Sebou et la baie de Dakhla. Nos résultats ont montré que les herbiers *Z. noltei* présentent une variabilité dans les caractères morphométriques et biométriques entre les sites. Cette variabilité est conditionnée par différents paramètres sédimentaires et physicochimiques. Ces herbiers jouent un rôle structurant de l'abondance et de la biomasse des communautés benthiques en les comparant avec les substrats nus avoisinants. Les assemblages faunistiques associés au *Z. noltei* change de manière significative entre les sites. Différents processus, intervenant à des échelles spatiales différentes, expliquent les variations latitudinales de la diversité des communautés benthiques associées aux herbiers de *Z. noltei*. La qualité écologique des herbiers de *Z. noltei* au Maroc varient entre modérément à légèrement perturbée. En définitif, la gestion des herbiers de *Zostera noltei* au Maroc requiert une approche intégrée pour la conservation à grande échelle de la biodiversité dans de ces habitats clés qui continuent de souffrir de multiples menaces.

Mots-clés : Herbiers marins, Macrofaune benthique, Systèmes côtiers semi-fermés, Variation latitudinale, État écologique, Atlantique, Maroc

Abstract

Seagrass beds perform important trophic and structural functions in the coastal ecosystems where they exist. This research aims to provide for the first-time precise knowledge on *Zostera noltei* Hornemann seagrass beds and associated benthic communities that colonize intertidal habitats of six semi-enclosed ecosystems along the Moroccan Atlantic coast, namely Merja Zerga, Oualidia, Sidi Moussa and Khnifiss lagoons, Loukkos estuary and Dakhla bay. Our results showed that the *Z. noltei* meadows present variability in morphometric and biometric characters between sites. This variability is conditioned by different sedimentary and physicochemical parameters. These beds play a structuring role in the abundance and biomass of benthic communities by comparing them with the surrounding bare substrates. The faunal assemblages associated with *Z. noltei* change significantly between sites. Different processes operating at different spatial scales explain the latitudinal variations in the diversity of benthic communities associated with *Z. noltei* beds. The ecological quality of *Z. noltei* meadows in Morocco varies from moderately to slightly disturb. Ultimately, management of *Zostera noltei* meadows in Morocco requires an integrated approach for large-scale conservation of biodiversity in these key habitats that continue to suffer from multiple threats.

Key Words: Seagrass beds, Benthic macrofauna, Semi-enclosed coastal systems, Latitudinal variation, Ecological status, Atlantic, Morocco

Sommaire / Contents

Introduction Générale.....	1
Chapitre 1 : Sites d'étude et approches méthodologiques.....	6
1. SITES D'ETUDES	7
1.1.L'estuaire de Loukkos.....	8
1.2.La lagune de Merja Zerga	9
1.3.La lagune de Sidi Moussa	11
1.4.La lagune de Oualidia	12
1.5.La lagune de Khnifiss.....	14
1.6.La baie de Dakhla.....	15
2. LES HERBIERS DE ZOSTERES ET LEUR FAUNE ASSOCIEE	17
2.1.Les herbiers de <i>Zostera noltei</i>	17
2.2.Les communautés benthiques associés	22
3. STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE ET APPROCHES METHODOLOGIQUES	23
3.1.Échantillonnage et traitement des échantillons	23
3.1.1. Prélèvement de la macrofaune benthique.....	23
3.1.2. Traitement des échantillons au laboratoire.....	24
3.1.3. Traitement granulométrique et matière organique du sédiment.....	26
3.1.4. Acquisition des paramètres hydrologiques	27
3.2.Analyse numérique et traitement des données	27
3.2.1. Analyses et indices univariées.....	28
3.2.1.1. Indices descriptifs des communautés	28
3.2.1.2. Modèle DIMO (DIversity MOnitoring)	29
3.3.Analyses multivariées	29
3.3.1. Identification et caractérisation des assemblages benthiques.....	29
3.3.2. Traitement des données et analyses statistiques.....	31
Chapitre 2 : Variation spatiale et latitudinale des paramètres biométriques des herbiers de <i>Zostera noltei</i> en Atlantique marocain.....	32
1. INTRODUCTION	33
2. MATERIEL ET METHODES	34
2.1.Échantillonnage.....	34
2.2.Traitement des échantillons et des données	34
3. RESULTATS	35

3.1. Paramètres du milieu.....	35
3.2. Caractérisation biométriques et morphométriques de l'herbier.....	38
4. DISCUSSION.....	42
5. CONCLUSION.....	43
Chapitre 3 : Effets des herbiers de <i>Zostera noltei</i> sur la macrofaune benthique dans les écosystèmes côtiers de l'Atlantique Nord du Maroc : comparaison spatiale et saisonnière.	44
.....	
RESUME EN FRANÇAIS.....	45
ABSTRACT.....	46
1. INTRODUCTION.....	47
2. MATERIAL AND METHODS.....	49
2.1. Sampling sites.....	49
2.2. Sample acquisition.....	50
2.3. Laboratory analysis.....	51
2.4. Data analysis.....	51
3. RESULTS.....	53
3.1. Environmental variables.....	53
3.2. Composition and diversity of benthic fauna.....	53
3.3. Spatial and seasonal patterns of benthic assemblages.....	58
3.4. Relationship between environmental variables and macrofauna community structure.....	64
.....	
4. DISCUSSION.....	67
5. CONCLUSION.....	69
Chapitre 4 : Variation latitudinale des assemblages de la macrofaune benthique associés aux herbiers de <i>Zostera noltei</i> le long de la côte atlantique du maroc.....	70
RESUME EN FRANÇAIS.....	71
ABSTRACT.....	72
1. INTRODUCTION.....	73
2. MATERIAL AND METHODS.....	75
2.1. Study sites.....	75
2.2. Sampling and analysis.....	77
3. RESULTS.....	79
3.1. Environmental variables.....	79
3.2. Diversity and species composition.....	79

3.3.Latitudinal patterns of benthic assemblages	85
3.4.Relationship between environmental and biological data.....	89
4. DISCUSSION	91
5. CONCLUSION.....	96
Chapitre 5 : Evaluation de la qualité écologique des herbiers de <i>Zostera noltei</i> dans les écosystèmes semi-fermés de l'Atlantique marocain	97
1. INTRODUCTION	98
2. MATÉRIELS ET MÉTHODES	99
3. RÉSULTATS	103
4. DISCUSSION	105
Conclusions et Perspectives	108
a. Caractères morpho et biométriques et relations avec les paramètres environnementales	110
b. Effet de présence des herbiers dans la structuration et la diversité des communautés benthiques.....	110
c. Variation latitudinale des communautés benthiques associés aux herbiers de <i>Zostera noltei</i>	111
d. État de qualité écologique des herbiers de <i>Z. noltei</i> au Maroc.....	112
e. Orientations futures et perspectives de recherche	113
Références Bibliographiques	115

Liste Des Figures

Figure 1 : Image satellitaire de l'estuaire de Loukkos issue de Google Earth 2015) avec une marque en vert de la position de l'herbier <i>Zostera noltei</i> considéré dans cette étude.....	8
Figure 2 : Image satellitaire de la lagune de Merja Zerga issue de Google Earth 2015) avec une marque en vert de la position des stations étudiés.	10
Figure 3 : Image satellitaire de la lagune de Sidi Moussa issue de Google Earth 2015) avec une marque en cercle jaune de la position des stations étudiés.....	12
Figure 4 : Image satellitaire de la lagune de Oualidia issue de Google Earth 2015) avec une marque en cercle rouge de la position des stations étudiés.	13
Figure 5 : Image satellitaire de la lagune de Khnifiss issue de Google Earth 2015) avec une marque en jaune de la position des stations étudiés.	15
Figure 6 : Image satellitaire de la baie de Dakhla issue de Google Earth 2015) avec une marque en jaune de la position des stations étudiés.	16
Figure 7 : Distribution mondiale et diversité des phanérogames marines. Le dégradé de vert indique le nombre d'espèces de chaque zone (Ouisse, 2010).	17
Figure 8 : Représentation d'une phanérogame marine du genre <i>Zostera</i> (Ouisse, 2010).	18
Figure 9 : Structure morphologique d'un rhizome de <i>Zostera noltei</i>	19
Figure 10 : Carte de distribution biogéographique de <i>Zostera noltei</i> (Valle et al. 2014).	20
Figure 11 : Photo illustrant un herbier de <i>Zostera noltei</i> à marée basse.	21
Figure 12 : Photo illustrant le carottier manuel utilisé pour l'échantillonnage des herbiers de <i>Zostera noltei</i>	24
Figure 13 : Cartes montrant la localisation des sites d'étude sur la côte atlantique du Maroc. MZ : Lagune de Merja Zerga ; SM : Lagune de Sidi Moussa ; OU : Lagune de Oualidia ; KH : Lagune de Khnifiss et DA : Baie de Dakhla	25
Figure 14 : Classification texturale (moyenne en %) des sédiments (n=3) échantillonnés dans les stations aval (D) et amont (U) de cinq écosystèmes côtiers semi-fermés le long de la côte atlantique marocaines.	36
Figure 15 : Analyses de corrélation de Pearson des paramètres morphométriques et biométriques des herbiers <i>Z. noltei</i> dans les sites échantillonnés avec la latitude. Zone grisée : intervalles de confiance à 95%.....	40
Figure 16 : Analyse des coordonnées principales (PCA) des variables biométriques et morphométriques des herbiers de <i>Z. noltei</i> des sites échantillonnés. Les attributs les plus	

corrélés aux axes de la PCA (corrélations de Pearson >0,2) sont représentés par des vecteurs qui chevauchent la PCA	41
Figure 17 : Map showing location of the study sites on the Atlantic coast of Morocco. LO: Loukkos estuary; MZ: Merja Zerga lagoon; SM: Sidi Moussa lagoon; OU: Oualidia lagoon.	50
Figure 18 : Simultaneous representation of species richness Log_2 (S), Shannon-Wiener index (H') and Pielou's evenness (J') (= diagonal line) of the macrobenthic community in the sampled sites for both seasons with the DIMO model. Sites are marked: (× Loukkos estuary, ■ Merja Zerga, ▲ Sidi Moussa, ● Oualida lagoon) and types of habitat are colored (V: green; B: brown)	59
Figure 19 : Principal coordinate analysis (PCO) of benthic fauna, mean abundance data of sampled sites in the two seasons, for <i>Zostera noltei</i> habitat (V) and unvegetated flats (B). Attributes most associated with the PCO axes (Pearson correlations >0.2) are represented by vectors that overlap the PCO: mean abundance (N), mean species richness (S), Shannon-Wiener diversity index (H', log_2) and Pielou's evenness index (J').....	61
Figure 20: Two-dimensional distance-based redundancy analysis (dbRDA) ordination representing the model of spatial variation in macrofaunal community structure, related to the predictor variables selected by the best linear models based on distance (DistLM). Sites Loukkos (L); Merja Zerga (M); Sidi Moussa (S); Oualidia (O). Position: U (upstream); D (downstream.	66
Figure 21: Map showing the location of the study sites across the Atlantic coast of Morocco. MZ: Merja Zerga lagoon; SM: Sidi Moussa Lagoon; OU: Oualidia lagoon, KH: Khnifiss lagoon and DA: Dakhla Bay.	76
Figure 22: Pearson's correlation analyses of mean species richness of <i>Z. noltei</i> beds present in the sampled sites with latitude. Samples were collected from downstream and upstream stations of five semi-enclosed coastal ecosystems along the Atlantic coast of Morocco. Grey shaded area 95% confidence intervals of best-fit lines	82
Figure 23 : Principal coordinates analysis (PCO) of benthic fauna mean abundance data of sampled sites. Attributes that were most associated to the PCO axes (Person correlations > 0.3) are represented by vectors that overlap the PCO.	89
Figure 24 : Two-dimensional distance-based redundancy analysis (dbRDA) ordination representing the model of spatial variation in macrofaunal community structure related to the predictor variables selected through the best linear models based on distance (DistLM)..	90

Liste Des Tableaux

Tableau 1 : Paramètres hydrologiques enregistrés en eau interstitielle des herbiers de <i>Z. noltei</i> dans les différents sites étudiés	35
Tableau 2 : Caractéristiques granulométriques (en moyenne %) des sédiments (n=3) échantillonnés dans les stations aval (D) et amont (U) de cinq écosystèmes semi-fermés de la côte atlantique du Maroc. MZ : Merja Zerga, SM : Sidi Moussa, OU : Oualidia, KH : Khnifiss, DA : Dakhla.	37
Tableau 3 : Valeurs moyennes (moyennes + écart-type, n=3) des caractéristiques morphométriques et biométriques de l'herbier <i>Z. noltei</i> des sites étudiés dans les deux positions d'habitats (amont, U et aval, D).	38
Tableau 4 : Résultats du test ANOVA à deux facteurs des différences des caractéristiques morphométriques et biométriques des herbiers <i>Z. noltei</i> aux échelles du site et de positions (amont – aval). Différences significatives sont montés en gras	39
Tableau 5 : Average values (mean values ± standard deviation, n = 3) of environmental factors recorded among the studies sites in winter and summer and from two sampling position habitats	55
Tableau 6 : Mean values of ecological indices for vegetated and bare samples occupying two positions (downstream, upstream) in the four study sites in winter and summer. S - species richness, N - abundance per m ² , B - biomass per g AFDW m ⁻² , H' - Shannon-Wiener diversity index (log ₂), J' - Pielou`s evenness index. V - vegetated, B – bare	56
Tableau 7 : Results of ANOVA testing for macrobenthic assemblages` differences in the total number of individuals (N), total number of taxa (S), biomass (B), Pielou's evenness index (J') and Shannon's diversity index (H') at the scales of site and habitat (presence/absence of <i>Z. noltei</i> seagrass). Significant effects are indicated in bold.	57
Tableau 8 : Results of SIMPER analysis showing the average similarity between stations of the different benthic assemblages in the two seasons identified by the hierarchical ascendant classification analysis and the characteristic species of each benthic assemblage.	62
Tableau 9 : Results of the multivariate permutational analysis (PERMANOVA) for benthic tested for winter and summer season considering “Site” (4 levels, random) and “habitat” (2 levels, fixed) factors. Analyses based on Bray–Curtis similarity matrixes from Fourth root transformed data, Df - degrees of freedom; MS - mean square; p(perm) = level of significance. Significant effects are indicated in bold	63

Tableau 10: Multivariate pair-wise comparison of assemblages for the term $S_i \times H_a$. ‘t’ = PERMANOVA t statistic, $p(\text{perm})$ = level of significance. The significant values are indicated in bold	63
Tableau 11 : Results of sequential test of the multivariate regression analysis (DistLM). Environmental variables were analyzed individually (marginal test) and sequentially using a forward selection procedure (Adjusted R^2 = an information criterion). Significant ($p < 0.05$) values are indicated in bold.....	65
Tableau 12 : Average values of environmental variables recorded among the studies sites from two sampling position habitats.	81
Tableau 13 : Pearson's correlation coefficients(r) for the relationships between latitude and each of the environmental variables used for this study.....	82
Tableau 14 : Mean values of ecological indices for samples occupying two positions (downstream, upstream) in the five study sites.	83
Tableau 15 : Results of two-way ANOVA testing for macrobenthic assemblages’ differences in the total number of individuals (N), total number of taxa (S), biomass (B), Pielou's evenness index (J’) and Shannon's diversity index (H’) at the scales of Site and Position (Downstream-Upstream) with post-hoc pairwise multiple comparisons (Tukey test) among the studied sites.	84
Tableau 16: Results of the multivariate permutational analysis (PERMANOVA) for benthic assemblages considering Site” (5 levels, random) and “position” (2 levels, fixed) factors. Analyses based on Bray–Curtis similarity matrixes from Fourth root transformed data, Df = degrees of freedom; MS = mean square; p (perm) = level of significance.	86
Tableau 17: Results of SIMPER analysis showing the average similarity within the different benthic assemblages. Assemblages were identified by the hierarchical ascendant classification analysis and the characteristic species of each benthic assemblage.....	87
Tableau 18 : Results of SIMPER analysis showing the average dissimilarity between the different benthic assemblages. Assemblages were identified by the hierarchical ascendant classification analysis and the species contributing in the dissimilarity of each benthic assemblage (cut-off 50 %).	88
Tableau 19 : Results of sequential test of the multivariate regression analysis (DistLM). Environmental variables were analyzed individually (marginal test) and sequentially using a forward selection procedure (Adjusted R^2 = an information criterion). Significant ($p < 0.05$) values are indicated in bold	90
Tableau 20 : List of the taxa found in <i>Zostera noltei</i> beds in the study sites.	93

Tableau 21 : Valeurs de référence des indices biotiques AMBI et M-AMBI permettant de définir l'état écologique des habitats benthiques.	100
Tableau 22 : Indice BENTHIX et état écologique	101
Tableau 23 : Indice BOPA et statut écologique.	101
Tableau 24 : Seuils utilisés pour l'estimation de l'accord/désaccord entre les indices biotiques utilisés et l'état de l'environnement.	103
Tableau 25 : Interprétation des valeurs des indices en termes de qualité écologique avec code couleur, des stations des herbiers de <i>Zostera noltei</i> présents dans les sites	104
Tableau 26 : Niveau de concordance entre les appréciations données par les différents indices biotiques.	104
Tableau 27 : Niveau d'accord/désaccord entre les cinq indices biotiques par station et appréciation finale de l'état de l'environnement.	105

Introduction Générale

Les zones de transition côtières sont des écosystèmes situés à l'interface océan-continent. Parmi ces zones, on peut distinguer, d'une part, les embouchures de fleuves soumises aux intrusions d'eau de mer liées aux phénomènes de marée et appelées estuaires, et, d'autre part, les lagunes qui sont des étendues d'eau plus ou moins saumâtres généralement peu profondes séparées de la mer par un cordon littoral (Pérez-Ruzafa et al. 2011). Les écosystèmes côtiers fournissent un large éventail d'habitats, tels que les vasières, les marais salants, les mangroves, les récifs coralliens, les dunes de sable ou les herbiers de phanérogames marines (Barbier et al. 2011).

Les écosystèmes côtiers et estuariens font partie des espaces les plus productifs de la planète (Costanza et al. 1997). Ils sont le lieu d'une production primaire forte, à la base des réseaux trophiques. Ces zones, du fait de leur position d'interface entre le milieu marin et continental, bénéficient également de l'apport massif de matière organique terrigène (Sandberg et al. 2004) leur permettant d'assurer une forte production secondaire. Leur forte richesse biologique et leur rôle primordial dans le cycle biologique de nombreuses espèces (nourricerie, refuge, lieu de croissance, zones de migration) confèrent ainsi à ces espaces un enjeu écologique fort (Chevillot 2016).

Dans le monde entier, les écosystèmes côtiers souffrent des effets des impacts humains et naturels et des estimations récentes suggèrent une dégradation dramatique dans les prochaines années (Barange et al. 2010; Gattuso et al. 2015; Halpern et al. 2015). La destruction des habitats, la pollution, l'eutrophication, l'invasion biologique et la surpêche agissent généralement à l'échelle locale/régionale et/ou interagissent en synergie avec le changement climatique (Lejeusne et al. 2010; Boudouresque et al. 2017; Mannino et al. 2017). Ces perturbations affectent les espèces, les habitats et les fonctions et services écosystémiques (Worm et al. 2006; Betti et al. 2017).

À ce jour, plus de 60% de la population mondiale vit à proximité des zones côtières. Cette utilisation des zones côtières les fragilise et les transforme progressivement. En effet, environ 67% des marais salants, 35% des mangroves, 30% des récifs coralliens et 29% à 65% des herbiers sont dégradés voire détruits (Lotze et al. 2006; Barbier et al. 2011).

Les herbiers de phanérogames marines forment des écosystèmes très productifs, rivalisant avec les biomes les plus productifs de la planète. Ces habitats occupent généralement les côtes littorales de 0 à 30 m de profondeur de tous les continents, à l'exception de l'Antarctique (Green et Short, 2003). Les herbiers stockent une grande partie de leur production substantielle et sont

de ce fait responsables d'environ 15 % du stockage du carbone dans l'océan. En outre, ils exportent jusqu'à 24 % de leur production nette vers les écosystèmes adjacents et vers le large, jouant ainsi le rôle de liens trophiques importants avec d'autres écosystèmes (Cebrian et al. 1997). Outre leur production primaire élevée, les phanérogames marines remplissent de nombreuses autres fonctions dans l'écosystème. Il s'agit de la fourniture de nourriture aux réseaux alimentaires côtiers, la fourniture d'oxygène aux eaux et aux sédiments, le piégeage du carbone de l'atmosphère, l'exportation de carbone organique vers les écosystèmes adjacents, la stabilisation des sédiments, la prévention de la remise en suspension des sédiments, l'amélioration de la transparence de l'eau, la protection du littoral, l'habitat pour les microbes, les invertébrés et les vertébrés (souvent en danger ou commercialement importants). Ces fonctions rendent les herbiers marins uniques et les classent parmi les écosystèmes les plus précieux de la biosphère (Duarte, 2002).

Parmi les phanérogames marines, les zostères constituent des herbiers qui sont soumis de façon directe ou indirecte aux perturbations anthropiques telles que l'augmentation de la turbidité et des concentrations en nutriments ainsi que les dommages mécaniques (ex. navigation, dragages, pêche (Green et Short 2003). Plusieurs facteurs affectent et causent la régression de ces herbiers : certains sont d'ordre global (ex. le changement climatique) (Orth et al. 2006) ou local (ex. les changements de qualité de l'eau, accroissement concentrations en contaminants (Waycott et al. 2009) avec un déclin moyen annuel de 7% de la surface totale depuis 1990. La régression des herbiers impacte considérablement la diversité de la faune et de la flore associées (Duffy 2006) ; ce qui est susceptible d'engendrer des conséquences importantes sur les réseaux trophiques et la qualité des eaux (Cardinale et al. 2011).

La macrofaune benthique se révèle comme un bon témoin des variations de l'environnement (Bachelet et Dauvin 1993). Par la longévité, la sédentarité et la dynamique des espèces qui la composent, la macrofaune benthique intègre ces variations et permet d'obtenir un signal relativement clair, susceptible de détecter une perturbation du système (Glemarec et Hily 1981).

L'importance de la macrofaune benthique dans le fonctionnement des écosystèmes marins est particulièrement évidente dans les eaux peu profondes (par exemple les systèmes côtiers) où sa biomasse représente une grande proportion de la masse vivante totale (Bouma et al. 2009). La macrofaune benthique participe largement aux réseaux alimentaires et aux transferts d'énergie entre les différents compartiments des systèmes marins (Reiss et Kröncke 2005). Cependant, les écosystèmes côtiers sont souvent constitués d'une mosaïque d'habitats différents. Chaque

habitat a ses propres caractéristiques et abrite des assemblages benthiques particuliers (Blanchet 2004 ; Boström et al. 2006b).

La côte atlantique marocaine s'étend sur 3000 km et comportent une grande diversité en matière de systèmes côtiers semi fermés (SCSF), principalement en raison de leur typologie (baie, estuaires, lagunes), de leur géomorphologie et les facteurs environnementaux déterminants. Ces SCSF du Maroc atlantique sont également d'importantes zones d'alimentation et de reproduction pour diverses espèces d'oiseaux et d'importants sites d'escale ou d'hivernage pour les oiseaux migrateurs. Malgré leur statut protégé, l'impact humain est évident sous la forme d'une urbanisation croissante, d'une agriculture intensive, de la pêche, du tourisme et/ou de l'aquaculture. Ce sont autant de contraintes subies par ces zones qui les rendent de plus en plus fragile (Chafik 2014).

La phanérogame marine le plus répandue dans les SCSF de l'Atlantique marocain est l'espèce *Zostera noltei* Hornemann, particulièrement dans les zones intertidales des lagunes et estuaires depuis l'estuaire de Loukkos jusqu'à la baie de Dakhla. Bien que plusieurs études aient été menées sur ces SCSF au cours des dernières décennies, ces herbiers, ainsi que leur faune macrobenthique associée, restent rarement étudiés en comparaison surtout avec les études menées sur ces herbiers en Atlantique Nord.

Ce travail vient en réponse à un grand besoin d'informations et fournit pour la première fois des connaissances précises sur les herbiers de *Z. noltei* et leurs communautés benthiques associées. En effet, ce type de données manque généralement dans les SCSF au sud de la répartition de cette espèce, contrairement à l'abondance de ce type de données dans les écosystèmes européens. Le déclin notable de ces herbiers dans les dernières décennies attise la nécessité d'une meilleure compréhension de ces habitats.

Le présent manuscrit de thèse rapporte les principales connaissances scientifiques issues des recherches menées sur les herbiers de *Zostera noltei* et leurs macrofaunes associées. Il s'articule autour des cinq chapitres suivants :

Le premier chapitre est réservé à une étude bibliographique qui se compose de deux parties. Dans la première partie, nous exposons les informations générales et pertinentes sur les SCSF étudiés, les herbiers de *Z. noltei* et les communautés benthiques. La deuxième partie présente

l'ensemble des méthodes d'échantillonnage, de laboratoire et d'analyse des données utilisées lors de ce travail.

Le deuxième chapitre est une comparaison des différents paramètres biométriques dans les herbiers de *Z. noltei* à différentes échelles spatiale et latitudinale. Ensuite, une analyse approfondie des facteurs écologiques environnementaux du milieu (granulométrie, pH et salinité, teneur en matière organique du sédiment) a été menée en vue de mettre en exergue les facteurs déterminants de l'état de ces herbiers.

Le troisième chapitre est consacré à l'étude de l'importance des herbiers de *Z. noltei* comme élément clé de la structure et de la diversité des communautés benthiques dans les SCSF de l'Atlantique marocain à des échelles spatiale et temporelle. Ceci a été possible à travers la comparaison des habitats végétalisés aux substrats nus adjacents dans quatre écosystèmes de la côte atlantique du Maroc. Ici, l'hypothèse de recherche était que la structure architecturale d'un habitat (habitat végétalisé vs habitat non végétalisé) est à la base de diversité biologique élevée dans les herbiers de phanérogames marines. Pour ce faire, la comparaison entre ces deux habitats a pris en considération la position dans le site (aval vs amont) et la saison (été vs hiver). Aussi, cette analyse a permis d'identifier les principales variables environnementales qui expliquent la distribution et la diversité des communautés benthiques dans ces habitats.

Le quatrième chapitre est consacré à la comparaison des assemblages de la macrofaune benthiques liés aux herbiers de *Z. noltei* dans cinq SCSF de la côte atlantique du Maroc, en tenant compte des positions des herbiers dans chaque site (aval, amont). L'objectif ici était d'explorer s'il existe un gradient latitudinal des communautés benthiques associées aux habitats de *Z. noltei* dans ces SCSF, et de déterminer par la suite les principaux facteurs environnementaux qui pourraient conduire aux modèles de distribution et de diversité des assemblages benthiques associés aux herbiers de *Z. noltei*.

Le cinquième chapitre est consacré à l'évaluation de la qualité écologique des herbiers le long de la côte atlantique marocaine en utilisant des indices biotiques univariés et autres utilisant des approches multimériques (la structure fonctionnelle, la diversité spécifique et les groupes écologiques des communautés macrobenthique) afin de définir un état de référence de l'état de santé des herbiers de *Zostera noltei* des SCSF de l'Atlantique marocain.

Le manuscrit se termine par une conclusion générale qui reprend les principaux résultats des chapitres précédents et apporte des réponses aux objectifs initialement fixés. Ce chapitre comprend également une réflexion globale sur l'intérêt de la conservation de ces herbiers pour le maintien des communautés faunistiques qui en dépendent. Nous proposons également les perspectives qui pourraient être développées dans le future.

Chapitre 1 : Sites d'étude et approches méthodologiques

1. Sites d'études

Les systèmes côtiers semi-fermés (SCSF) sont définis comme des écosystèmes peu profonds qui sont reliés à la mer par une ou plusieurs admissions restreintes (Pinot, 1998). Elles occupent 13% des étendues côtières mondiales. Ces écosystèmes sont des étendues d'eau saumâtre, séparées du milieu marin parfois par un cordon littoral. Situés à l'interface entre la terre et la mer, ces écosystèmes sont riches et diversifiés. Ils sont aussi des lieux de vie ou de passage pour de nombreuses espèces animales et végétales.

Les SCSF sont le siège de nombreuses activités anthropiques telles que la pêche et l'aquaculture, qui occupent une place de premier grade dans l'économie régionale. Elles constituent un patrimoine identitaire et paysager qui représente un atout touristique important avec à ce jour le développement de nouveaux aspects de "tourisme" qui joigne la qualité de vie à l'environnement. Ces activités emmènent un flux économique important notamment en période estival.

Cependant, les pressions anthropiques et le développement d'activités multiples sur ces systèmes génèrent une vulnérabilité remarquable. C'est pourquoi la conservation des écosystèmes côtiers et la gestion de leurs usages sont essentielles dans tout projet lié au développement durable non seulement pour le maintien et la préservation de la biodiversité, mais aussi pour le maintien des biens et services qu'ils fournissent aux populations locales. Ce qui implique la mise en place d'une approche intégrative et rationnelle de ces milieux afin d'évaluer au mieux leur valeur et services écosystémiques.

Le Maroc occupe une position géographique particulière par sa double façade maritime et ses côtes qui s'étendent sur environ 3.500 km. Cette position stratégique lui confère un carrefour d'eau riche en biodiversité et lui permet une richesse en zones côtières, dont les plus importantes sont la lagune de Nador (en Méditerranée), la lagune de Merja Zerga, la lagune de Khnifiss, le complexe lagune de Sidi Moussa Oualidia et la baie de Dakhla (en Atlantique).

Notre étude a concerné six écosystèmes semi-fermés le long de la côte atlantique marocaine. Le choix de ses sites a été déterminé par le fait que ce sont les uniques localités dans lesquelles les herbiers de *Zostera noltei* sont présents actuellement.

1.1. L'estuaire de Loukkos

Les estuaires sont des plans d'eaux côtiers, particulièrement confinés, avec une communication libre avec la mer et où l'eau de mer est diluée d'une façon mesurable par l'eau douce dérivée des ruissellements terrestres. Cette définition paraît correspondre assez bien à celle que l'on pourrait attribuer à l'estuaire du Loukkos.

L'estuaire de l'oued Loukkos fait partie du complexe de zones humides du bas Loukkos qui se situent dans le Nord-Ouest du Maroc ($35^{\circ} 07'N$ et $06^{\circ} 00'W$) à proximité de la ville de Larache (Figure 1). Il s'étend le long de la rivière du Loukkos, dans une plaine alluviale allongée du Sud-Est vers le Nord-Ouest, de 40 km de longueur et de 5 à 10 km de largeur moyenne.



Figure 1 : Image satellitaire de l'estuaire de Loukkos issue de Google Earth (2015) avec une marque en vert de la position de l'herbier *Zostera noltei* considéré dans cette étude.

L'hydrologie de l'estuaire est tributaire de nombreux facteurs, à savoir les apports superficiels, l'infiltration de la nappe sous-jacente (nappe du Loukkos) et le rythme marégraphique. Ces facteurs entraînent des variations spatio-temporelles de la salinité le long de l'estuaire. La température de l'eau est fortement liée à l'atmosphère (Snoussi 1980; Morhit et al. 2008).

L'hydrologie actuelle de l'estuaire est donc influencée par cinq sources d'eau : (1) Les apports de l'oued Loukkos, en majeure partie interceptés par le barrage/ Al Makhazine ; (2) les eaux estuariennes qui remontent le long de l'oued Loukkos/ jusqu'au barrage de garde (à chaque marée haute) ; (3) Les eaux de ruissellement des affluents de basse altitude ; (4) l'aquifère du bas Loukkos, composé principalement par la nappe du plateau sableux du R'mel qui s'étend au nord-ouest de la plaine du Loukkos et (5) les eaux d'irrigation, originaire des lacs de barrage, et les eaux usées urbaines et industrielles (des villes de Larache et de Ksar El Kébir). Le marnage se situe entre 2,5 et 3,0 m ce qui correspond à un rythme mésotidale (Cheggour et al. 2005).

Le climat de l'ensemble du complexe de zones humides du Bas Loukkos est un bioclimat thermoméditerranéen sous influence océanique. Il se caractérise par une saison humide, de novembre à avril et une saison sèche, de mai à octobre. Les précipitations annuelles moyennes sont de l'ordre de 660 mm/an auxquelles s'ajoutent les précipitations occultes (55 mm/an).

Quant au cycle annuel des températures, il peut être subdivisé en deux principales périodes thermiques de durées inégales : 1) une période chaude, de juin à septembre, où les températures moyennes avoisinent les 23°C avec un maximum dépassant souvent les 35°C et 2) une période relativement froide et pluvieuse, de décembre à février, où les températures moyennes sont de 11°C, avec un minimum ne descendant jamais en dessous de 0°C.

L'activité agricole, précisément les rizicultures, constitue une source de pollution pour la qualité des ressources en eau, à côté des eaux usées ménagères qui y sont déversées. L'utilisation des systèmes d'irrigation a causé plusieurs fois l'apparition de flaques d'huile dans les eaux de l'estuaire. Aussi, des rejets industriels précisément celles des usines des industries de pêche ont un impact qui peut se manifester par une mortalité massive de poissons de différentes espèces.

1.2. La lagune de Merja Zerga

La lagune de Merja Zerga, avec une superficie de 27 km², est située sur la côte atlantique marocaine entre 34°51' de latitude Nord et 6° 16' de longitude Ouest. Elle se situe à quelques 70 km au nord de la ville de Kénitra et à environ 120 km au nord de Rabat. La lagune de Merja Zerga a une forme elliptique (9 km de long et de 5 km de large), d'une profondeur moyenne de 1,5 m dans les chenaux et 0,5 m dans le reste de la lagune. Elle est entourée par des dunes

sableuses basses ; l'une d'elle, sous forme de cordon littoral, sépare la lagune de l'océan et est interrompue par un goulet qui assure la circulation des eaux entre ces milieux (Figure 2).

La lagune de Merja Zerga reçoit des eaux continentales et subit régulièrement l'influence de la marée océanique. La communication avec la mer se fait par l'intermédiaire d'un goulet dont la largeur peut atteindre une centaine de mètres et qui a présenté une alternance d'ouvertures et de fermetures. Il y a deux arrivées d'eau douce permanente qui se jettent dans la lagune : l'oued Drader au Nord-Est et le canal Nador au Sud. De l'eau douce provient également d'une nappe phréatique de faible profondeur alimentée par l'infiltration des eaux de pluie et de ruissellement (Ameur et al. 2003).

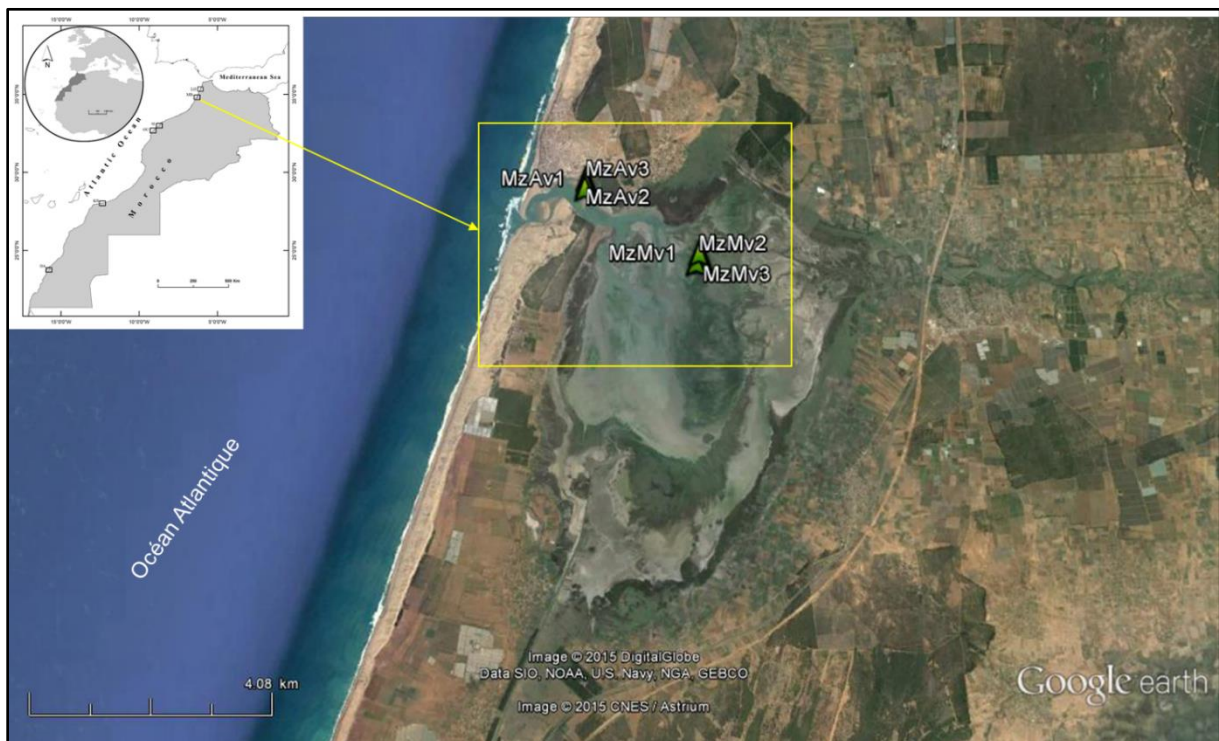


Figure 2 : Image satellitaire de la lagune de Merja Zerga issue de Google Earth 2015) avec une marque en vert de la position des stations étudiés.

Les marées sont semi-diurnes et le marnage moyen enregistré au niveau de la passe varie de 0,15 à 1,5 m en fonction de la saison et des périodes de vives eaux ou de mortes eaux (Carruesco, 1989). L'amplitude des marées estivales est plus importante que celle des marées hivernales en raison de l'apport important d'eau douce empêchant l'entrée des eaux marines (Lamrini et al. 2007).

Le climat général est de type méditerranéen soumis aux influences océaniques, caractérisé par une saison humide et pluvieuse (hiver) et une saison chaude et sèche (été). Le régime pluviométrique est très irrégulier (Benhoussa, 2000 ; Touhami et al. 2018). Les précipitations moyennes annuelles oscillent entre 300 et 1000 mm concentré sur les saisons automnale et hivernale (75 et 90% du total annuel). Les températures les plus élevées sont enregistrées durant les mois de juillet et d'août (28 à 30 °C), alors qu'en octobre-avril, les maximas ne dépassent pas 19°C (Qninba et al. 2003).

La lagune Merja Zerga est située dans une région à vocation agricole. Le développement intensif de cette activité qui emploie, d'une manière abusive, des engrais et des produits phytosanitaires, contribue à l'eutrophisation et à la contamination des eaux et des sédiments de la lagune. La dégradation de la flore est causée principalement par les prélèvements abusifs des différentes espèces végétales, menant vers une réduction inéluctable des habitats naturels. L'exploitation anarchique des ressources animales entraîne une fragilisation du stock et une déstructuration des différents peuplements. En effet, les ressources halieutiques de la lagune connaissent une régression alarmante suite à une surexploitation liée au nombre croissant de pêcheurs utilisant des filets non réglementaires (Ayache et al. 2009).

1.3. La lagune de Sidi Moussa

La lagune de Sidi Moussa se situe sur la côte atlantique marocaine à environ 37 km au sud de la ville d'El Jadida. Elle est caractérisée par une forme allongée et une superficie totale estimée à 4,2 Km² (Figure 3).

Elle s'ouvre sur la mer par deux passes inégales qui existent à l'extrémité aval de la lagune. La passe principale au Sud (150 à 200 m environ de large) est permanente alors que la passe secondaire située un peu vers le Nord de la passe principale (50m de large) est temporaire. La profondeur maximale de la lagune est de l'ordre de 2,5m (Maanan, 2003).



Figure 3 : Image satellitaire de la lagune de Sidi Moussa issue de Google Earth 2015) avec une marque en cercle jaune de la position des stations étudiés.

Même si la région est classée dans l'étage semi-aride, la sécheresse d'été, les pluies concentrées en hiver et l'intersaison impriment au climat un caractère méditerranéen. La lagune de Sidi Moussa se situe entre les deux isoètes 300 mm et 500 mm de la carte des précipitations du Maroc.

Le système hydrologique de la lagune de Sidi Moussa est contrôlé par les eaux saumâtres qui proviennent de la mer ainsi que les eaux douces de la nappe d'eau souterraine. La marée dans cette lagune est de type semi diurne avec un marnage entre 2 et 4m. Les courants de marée sont les principaux courants intra-lagunaires (Hilmi et al. 2002).

Cette lagune souffre d'une exploitation intense de ses ressources par plusieurs activités à savoir la pêche artisanale, l'exploitation des sels au niveau des salines en amont de la lagune et la récolte des coquillages qui reste l'activité principale dans cette zone surtout la palourde (Rafik, 1991).

1.4. La lagune de Oualidia

La lagune de Oualidia est située sur la côte atlantique marocaine à 75 km au sud de la ville d'El Jadida et à 65 km au nord de la ville de Safi ($32^{\circ} 44'N - 9^{\circ} 02' W$). Elle a une forme allongée

plus ou moins parallèle à la côte avec une longueur de 7 km. Sa superficie totale est de 3 km² dont 53% (1,6 km²) sont occupés par la zone intertidale alors que la superficie restante (47% soit 1,4 km²) est représentée par les chenaux (Orbi, 1998) (Figure 4).

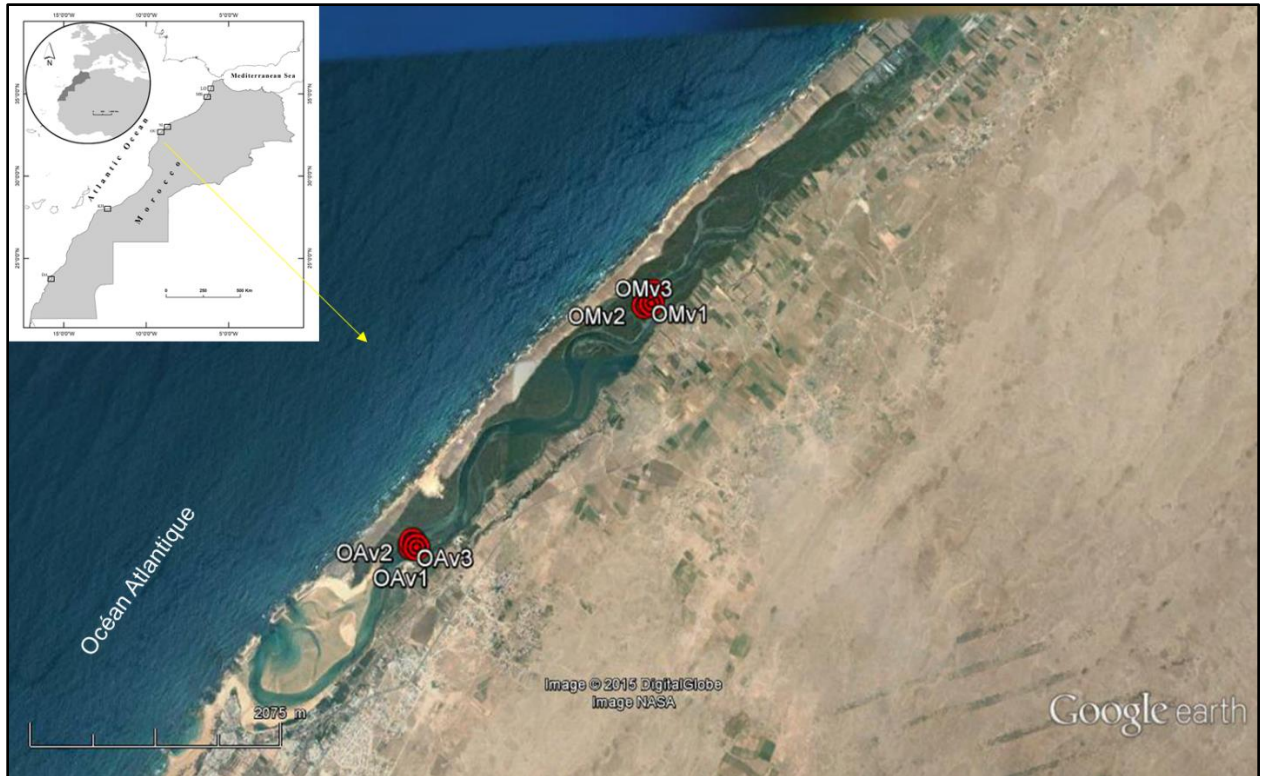


Figure 4 : Image satellitaire de la lagune de Oualidia issue de Google Earth 2015) avec une marque en cercle rouge de la position des stations étudiés.

Cette lagune s'ouvre sur l'océan atlantique par deux passes (premier domaine). Une principale (150 m de large), permanente et active toute l'année, et une passe secondaire (50 m de large), active uniquement en période des marées de vives-eaux avec une profondeur maximale qui ne dépasse pas 5-6 m. Le régime hydrologique de la lagune est essentiellement soumis aux rythmes des marées de type semi-diurnes qui assurent le renouvellement des eaux. Les courants de marée sont généralement plus importants en surface de la zone aval et diminuent d'intensité en avançant vers l'amont de la lagune (Hilmi et al. 2005).

La lagune de Oualidia est située dans une région climatique méditerranéenne à régime tempéré, avec une pluviosité restreinte (100mm) (Chbicheb, 1996). Les températures de l'air y varient entre 16 et 25°C. L'influence continentale en eau douce se manifeste par les précipitations directes sur le plan d'eau lagunaire en période humide et les apports des résurgences de nappes

au niveau de cette façade. Les deux types d'apports importants en eau (océaniques et continentales)/ compensent l'évaporation (Carruesco, 1989).

Cette lagune fait également l'objet de diverses exploitations qui la rendent fragile et souffre de plusieurs menaces dont l'agriculture intensive (un usage excessif de fertilisants), pompage de l'eau, l'installation des salines, la pêche artisanale et aussi Le ramassage des coquillages (palourdes, coques, etc.). Toutes ces activités participent aussi à la perturbation de la quiétude de l'avifaune et entraîne un piétinement et déplacement excessifs de l'habitat vaseux.

1.5. La lagune de Khnifiss

Longue de 20 km et d'une superficie de 65 km², la lagune de Khnifiss ou « Naïla » (28° 02'N, 12° 13'W) est située sur la côte atlantique sud du Maroc, à 170 km au nord de Laâyoune. Cette lagune s'ouvre sur l'océan atlantique par une passe étroite appelée « Foum Agoutir », d'une centaine de mètres de largeur et se prolonge vers une saline connue sous le nom de « la Sebkhaz Tazra ». Les profondeurs du chenal principal sont en moyenne comprises entre 5 et 6 mètres dans la passe puis diminuent en direction de l'amont (Figure 5) (Bull, 2016).

Le climat de cette lagune se situe dans l'étage bioclimatique saharien caractérisé par les vents alizés éléments moteurs du phénomène d'upwelling (Orbi et Nemmaoui 1992). L'aridité de la zone fait que les précipitations ne dépassent pas en moyenne 41 mm par an. Les apports en eaux douces sont presque absents et les seuls apports continentaux au sein de la lagune proviennent de l'oued Awdri, généralement à sec, qui débouche sur la saline de Sebkhaz Tazra.

Les écosystèmes littoraux sahariens sont d'une manière générale très productifs mais fragiles. Elle abrite diverses espèces de macroalgues et une richesse importante en invertébrés marins. C'est un site important d'alimentation, de frayère et d'alevinage pour les poissons. La lagune est aussi un site d'escale pour un grand nombre d'oiseaux migrateurs et abrite parfois plus de 20.000 oiseaux d'eau en période d'hivernage (Idrissi et al. 2004).

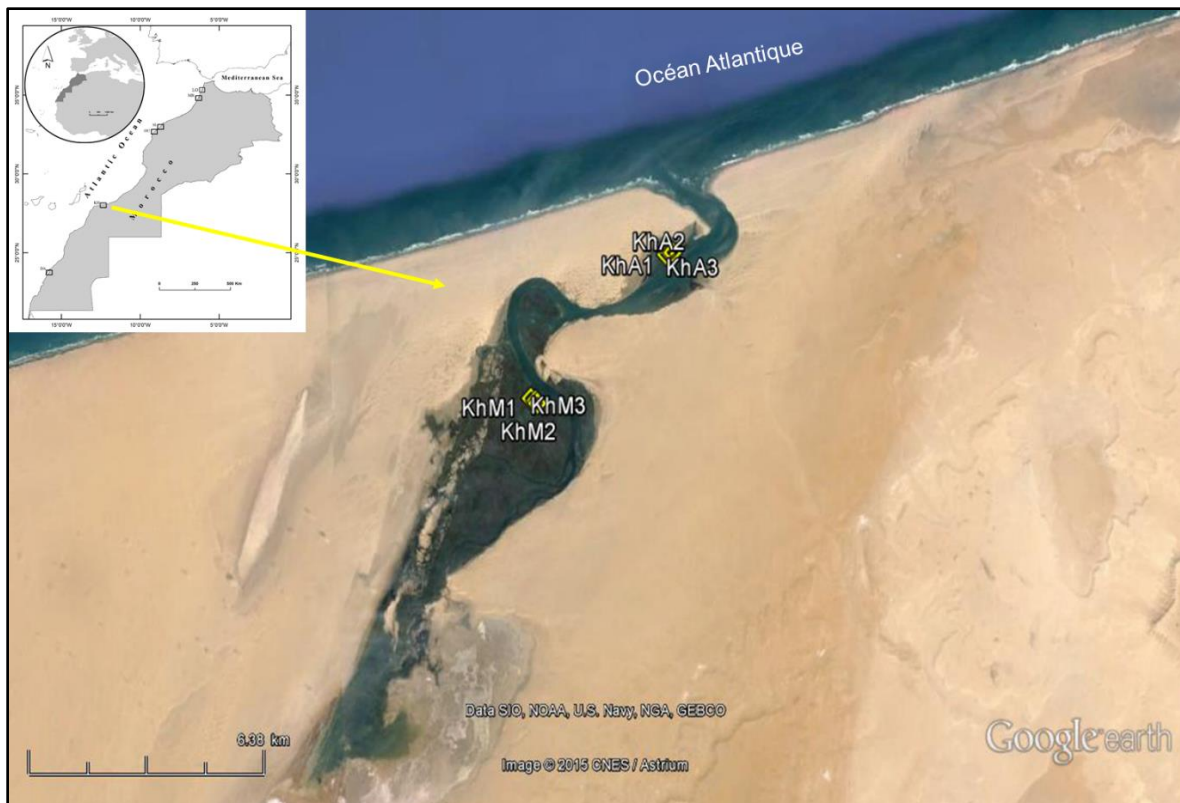


Figure 5 : Image satellitaire de la lagune de Khnifiss issue de Google Earth 2015) avec une marque en jaune de la position des stations étudiés.

1.6. La baie de Dakhla

Située sur la façade atlantique du Sahara, la baie de Dakhla constitue un environnement littoral particulier. Elle est localisée entre les points $23^{\circ}35'N - 16^{\circ}00'W$ et $23^{\circ}55'N - 15^{\circ}45'W$. C'est une baie relativement étroite, ouverte au Sud sur l'océan Atlantique, de 37 km de longueur et d'une largeur comprise entre 10 et 12 km. La baie de Dakhla est orientée NE-SW et limitée du côté de l'océan Atlantique par la péninsule d'Oued Eddahab, formée de dunes sableuses consolidées (Beaubrun, 1990) (Figure 6).

À l'intérieur de la baie de Dakhla, la marée constitue le facteur principal qui régit la circulation des eaux. Néanmoins, l'effet du vent est très considérable compte tenu de l'intensité relativement élevée des vents de la région ainsi que de leur persistance.



Figure 6 : Image satellitaire de la baie de Dakhla issue de Google Earth 2015) avec une marque en jaune de la position des stations étudiés.

Le climat de la baie de Dakhla est déterminé par le caractère désertique de la région. L'interférence, d'une part, de l'action au large d'un courant froid, le courant des Canaries, et, d'autre part, des hautes pressions subtropicales attribuent à ces régions certaines particularités climatiques. Vu le climat saharien de la zone, les pluies sont aléatoires, mais l'influence océanique compense légèrement l'aridité du climat (Orbi et al. 1995).

La ville de Dakhla subit depuis les dernières décennies une pression urbaine considérable. Elle représente un important pôle d'attraction pour différentes activités économiques liées essentiellement à la pêche, au tourisme et au commerce (El Asri et al. 2019).

2. Les herbiers de zostères et leur faune associée

2.1. Les herbiers de *Zostera noltei*

Les herbiers de phanérogames marines sont des plantes aquatiques à fleurs (angiospermes). On les trouve dans les estuaires, les lagunes et en mer. Contrairement à leur nom, les herbiers marins ne sont pas apparentés aux véritables herbes terrestres (Kuo et Den Hartog 2007). Leur phylogénie historique et évolutive affirme que les plantes marines ont évolué au cours des derniers millions de siècles à partir de plantes terrestres (Short et al. 2007). Elles existent en tant qu'espèces génétiquement diverses, près de 72 espèces dans le monde qui sont classées en quatre grandes familles fondées sur des caractéristiques similaires. Ces quatre familles sont les Posidoniaceae, les Hydrocharitaceae, les Cymodoceaceae et les Zosteraceae (Olsen et al. 2016) (Figure 7).

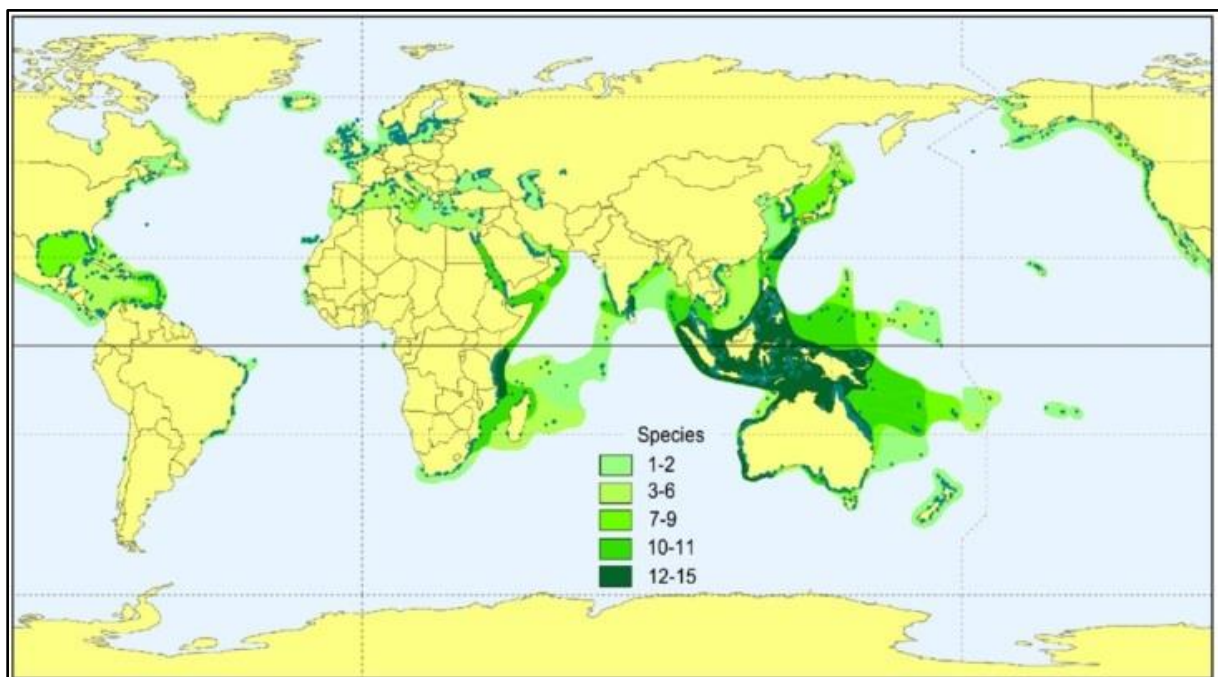


Figure 7 : Distribution mondiale et diversité des phanérogames marines. Le dégradé de vert indique le nombre d'espèces de chaque zone (Ouisse, 2010).

Les herbiers varient en taille et en densité, allant de petits recouvrements d'un mètre carré à de grandes surfaces qui couvrent plus de 10 000 mètres carrés (Jagtap et al. 2003). Leur floraison est de courte durée dans l'année et dépend de la saison.

Les herbiers sont capables de modifier leurs environnements physiques, biogéochimiques et biologiques, ce qui leur confère le rôle d'ingénieurs de l'écosystème (Wright et Jones 2006). De par leur dense réseau racinaire et le développement d'une canopée complexe au-dessus du sédiment (Figure 8), les herbiers affectent l'hydrodynamisme local créant ainsi des environnements de faible énergie où le dépôt de sédiments fins est favorisé (Hendriks et al. 2010) et la remise en suspension est réduite (Ganthly et al. 2013). Ils fournissent un abri contre les prédateurs dans et au-dessus du sédiment à une faune endogée et épigée abondante et diverse (Bouma et al. 2009). L'abondance, la biomasse et la richesse spécifique de la faune benthique sont alors augmentées dans les milieux à herbiers (Fredriksen et al. 2010; Tu Do et al. 2011).

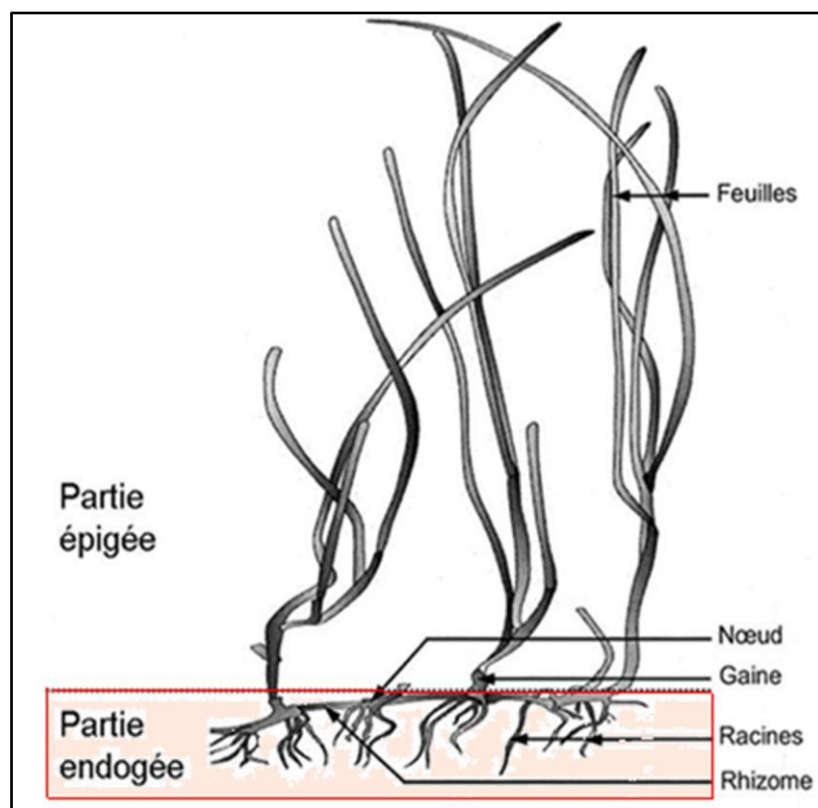


Figure 8 : Représentation d'une phanérogame marine du genre *Zostera* (Ouisse, 2010).

Ces zones à herbiers servent également de nurserie et de nourricerie pour de nombreuses espèces souvent exploitées (Heck et al. 2003). Les feuilles des phanérogames marines sont également un lieu privilégié pour les espèces épiphytes. Des estimations suggèrent que les herbiers assurent jusqu'à 12 % de la production primaire nette des zones côtières (Duarte et Chiscano 1999) et 10 % de l'enfouissement de carbone organique séquestré par an dans les océans (Duarte et al. 2005).

L'accroissement important des activités anthropiques dans les zones côtières affecte négativement le développement des herbiers de phanérogames marines. À l'échelle du globe, 29 % de la surface d'herbiers de phanérogames ont disparu depuis 1879 (Waycott et al. 2009). Selon les écosystèmes étudiés, les causes sont souvent multiples et varient d'une zone à l'autre. En zones tempérées, le réchauffement climatique combiné à l'eutrophisation, c'est-à-dire à l'apport excessif de nutriments dans le milieu, entraînant le développement de micro et macro algues, réduit ainsi la pénétration de la lumière et inhibe la croissance de l'herbier. Les maladies, l'herbivorie ou même l'introduction d'espèces, affectant les phanérogames par altération mécanique ont également été identifiées comme des causes du déclin des herbiers dans les régions tempérées (Orth et al. 2006).

La phanérogame marine *Zostera noltei* appartient à la troisième famille de monocotylédones exclusivement marine, la famille des Zosteraceae, qui comprend les genres *Heterozostera*, *Phyllospadix* et *Zostera*. Cette phanérogame marine se présente sous la forme de minces rhizomes rampants (de 0,5 à 2 mm de large) portant des faisceaux de 2 à 5 feuilles rubanées étroites (environ 2 mm de large et 10 à 30 cm de longueur) (Bernard et al. 2007) (Figure 9).

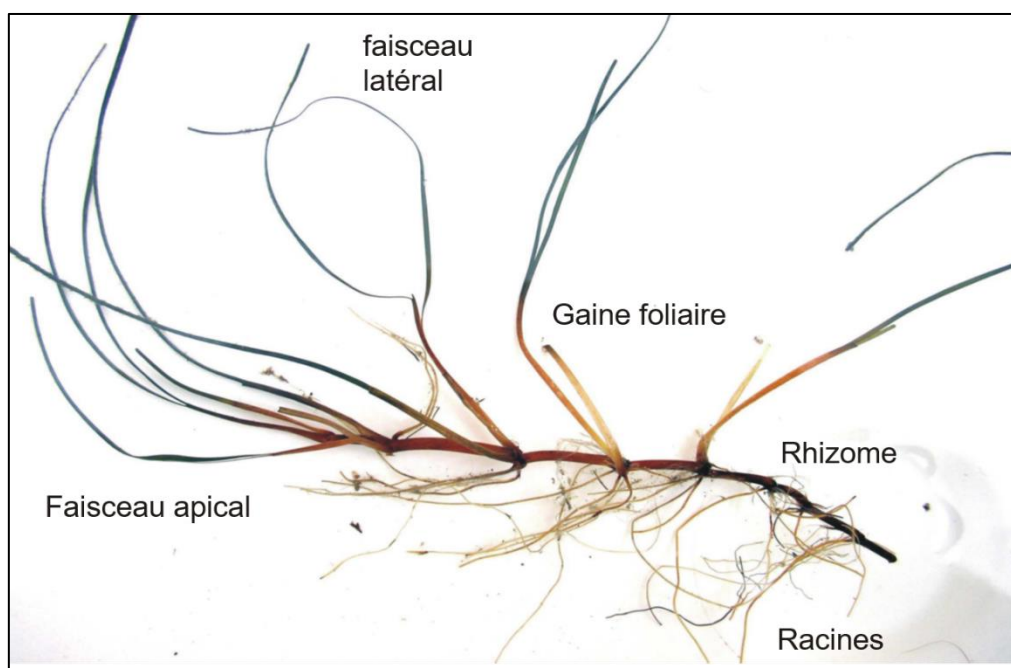


Figure 9 : Structure morphologique d'un rhizome de *Zostera noltei*.

Zostera noltei est très largement distribuée entre le sud de la Norvège et la Mauritanie, et elle est répandue le long des zones de marée des côtes atlantiques européennes et en Méditerranée, où il a été trouvé à une profondeur de 5 m (Curiel et al. 1996) (Figure 10).

La croissance des herbiers marins est généralement limitée par les radiations solaires et par la température de l'eau. *Zostera noltei* est plus tolérante aux hautes intensités de lumière et à la dessiccation, conditions liées aux basses mers ; ce qui lui permet de coloniser les milieux intertidaux.

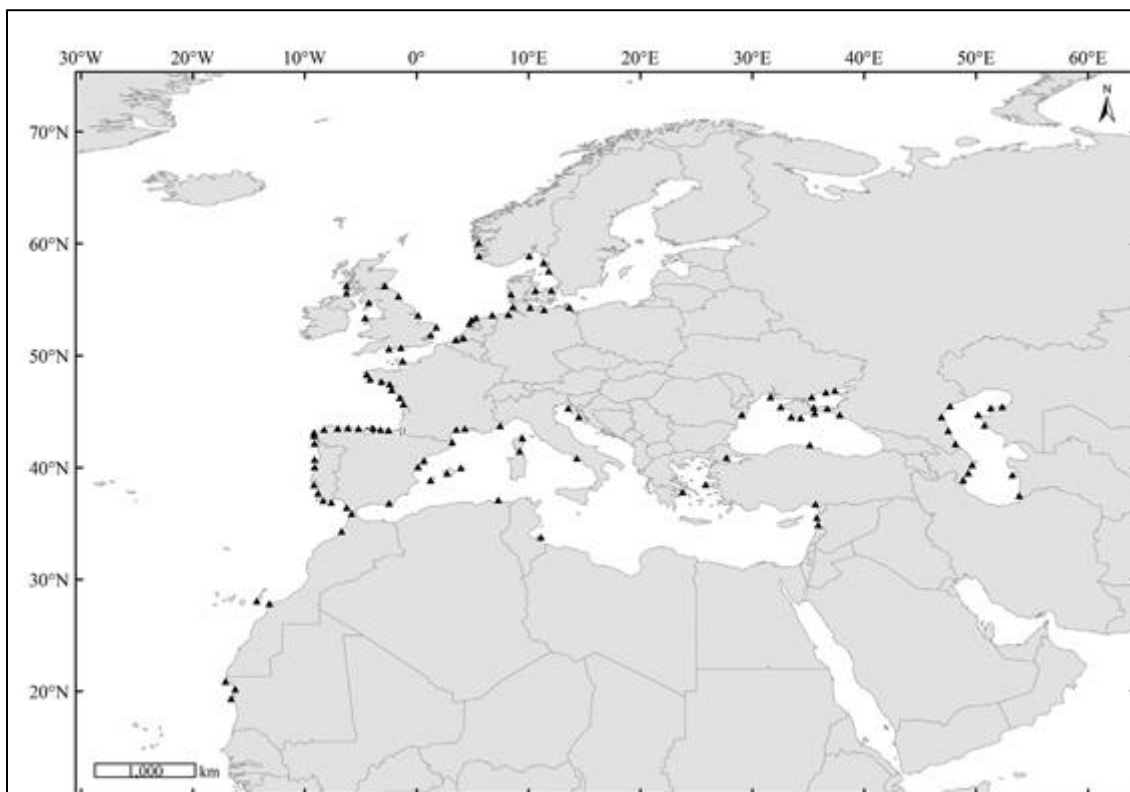


Figure 10 : Carte de distribution biogéographique de *Zostera noltei* (Valle et al. 2014).

Les variations saisonnières de biomasse suivent généralement un schéma unimodal, avec un maximum en été et un minimum en hiver, essentiellement basé sur une reproduction végétative. L'apparition de nouvelles feuilles au printemps, et donc le développement de l'herbier par augmentation de la densité des pousses dérivant de la continue ramification du rhizome.

L'herbier à *Zostera noltei* constitue non seulement une part importante de la biomasse végétale des écosystèmes côtiers mais il impacte aussi fortement la physique, la biologie et la biogéochimie de ces écosystèmes (De Wit et al. 2001). Son rôle sur la stabilisation des sédiments et sur le piégeage des particules a été mis en évidence par Ganthy et al. (2013). Cet

herbier aurait un effet structurant sur les communautés de la macrofaune benthique (Blanchet et al. 2004) et représente une source de nourriture importante pour ces communautés (Dubois, 2012) (Figure 11).



Figure 11 : Photo illustrant un herbier de *Zostera noltei* à marée basse.

Même si les herbiers de *Zostera noltei* ne sont pas en voie de disparition, elles sont très vulnérables aux stress et aux perturbations naturelles et anthropiques. Une maladie, appelée « wasting disease », causée par une moisissure visqueuse, affecte certaines populations de l'Atlantique (Hily et Bouteille 1999a). Une menace relativement récente pour les herbiers de *Zostera noltei* est l'existence d'une espèce envahissante (*Labyrinthula zosterae* D. Porter & Muehlst. in Muehlstein & Short, 1991) qui coupe cette espèce de sa base en fouillant dans les sédiments pour se nourrir.

Les mesures les plus urgentes à prendre pour la protection de ces herbiers viserait à réglementer strictement toute activité engendrant une destruction des parties endogées des plantes de zostères naines (dragages de coquillages, mouillage des bateaux, pêche à pied avec des engins perturbant le sédiment).

2.2. Les communautés benthiques associées

La macrofaune benthique des substrats meubles correspond aux organismes d'une taille supérieure à 1 mm vivant sur ou étroitement associés aux sédiments. Elle est composée majoritairement par les phylums Annelida (classe Polychaeta), Arthropoda (subphylum Crustacea), Mollusca et Echinodermata. D'autres espèces appartenant à des groupes souvent présents en faible abondance (tels que les phylum Cnidaria, Nemertea et Platyhelminthes), peuvent également y contribuer.

La macrofaune benthique constitue un important maillon de la chaîne alimentaire des milieux aquatiques (Ponsero et Lemaô 2011). Le benthos constitue une source de nourriture primaire pour plusieurs espèces de crevettes, poissons, oiseaux, et il est un producteur important de carbone utilisable par les plantes aquatiques (Dauvin et al. 2010). Ces invertébrés benthiques sont aussi une ressource trophique importante pour l'avifaune.

Les organismes benthiques sont également à l'origine de la bioturbation des sédiments. Il s'agit là d'un processus clé qui modifie profondément les propriétés physiques et chimiques du sédiment (Lohrer et al. 2004). Les principales conséquences de la bioturbation sont l'oxygénation du milieu et la modification de la matière organique particulaire sédimentée (Hulthe et al. 1998).

Enfin, la macrofaune de substrat meuble constitue un indicateur pertinent du niveau de perturbation des écosystèmes marins côtiers et profonds. La capacité de la macrofaune à traduire les modifications environnementales est liée: (a) à la faible mobilité de ces organismes qui sont donc souvent directement affectés par les sources de perturbations potentielles (Shin et al. 2004), (b) à leur durée de vie longue qui leur permet d'intégrer l'action des perturbations sur des échelles de temps significatives, et (c) à l'existence d'un large spectre de sensibilité et de tolérance écologique suivant la nature et les adaptations des organismes considéré (Méndez, 2002; Shin et al. 2004)

3. Stratégie d'échantillonnage et approches méthodologiques

Nos sites d'études ne sont pas soumis à des conditions abiotiques semblables, ce qui a forcément un effet significatif sur la composition et l'abondance des peuplements benthiques. Ainsi, notre stratégie d'échantillonnage s'est basée sur une estimation plus approximative des paramètres étudiés et de leur variabilité (richesses spécifiques, biomasses et abondances) en prenant en compte les connaissances antérieures des milieux étudiés et les contraintes logistiques (temps, éloignement des sites...).

En effet, l'objectif de ce travail n'était pas de définir uniquement le rôle des herbiers de *Z. noltei* dans la structuration globale des peuplements macrozoobenthiques, mais aussi de comparer et explorer les différences entre ces peuplements à une échelle latitudinale le long de la côte marocaine (environ 2800 km). Les données étudiées et traitées durant ce travail, sont issues de deux campagnes d'échantillonnage effectuées lors de deux saisons (hiver 2014 et été 2015). Les prélèvements ont été réalisés en fonction des conditions de marée (basse mer, coefficients). L'échantillonnage de la macrofaune benthique a été effectué au niveau de deux herbiers (un en amont et un en aval) au niveau de chaque site (sauf l'estuaire du Loukkos où les herbiers de *Z. noltei* ne sont présents qu'en aval). À cause de la difficulté et l'absence des moyens de déplacement, les sites méridionaux (Khniouss et Dakhla) n'ont été échantillonnés que lors de la campagne hivernale.

3.1. Échantillonnage et traitement des échantillons

3.1.1. Prélèvement de la macrofaune benthique

Plusieurs techniques de prélèvements de la faune benthique peuvent être utilisées. En effet, les méthodes d'échantillonnage de la faune benthique sont d'autant plus variées, qu'elles ont été mises au point avec des finalités très diverses (analyses quantitatives ou qualitatives) et en fonction d'un type particulier de sédiment (fonds vaseux, sableux ou coquilliers) (Chakroun, 2004).

Dans cette étude, nous avons choisi un carottier manuel car il convient aux substrats meubles et humides et aux zones intertidales. Le carottage est rapide et facile à mettre en œuvre. Il nécessite très peu de matériel et permet d'obtenir une bonne précision des résultats (Figure 12).



Figure 12 : Photo illustrant le carottier manuel utilisé pour l'échantillonnage des herbiers de *Zostera notlei*.

12 stations dans chaque site, six en amont et six en aval, ont été échantillonnées à marée basse au niveau des parties centrales des herbiers ainsi que les sédiments nus intertidaux adjacents. Les prélèvements ont été réalisés à l'aide d'un carottier manuel en PVC, d'un diamètre de 12.5 cm jusqu'à une profondeur de 20 cm. Dans chaque station dix 10 répliques ont été effectués totalisant ainsi une surface de 0,12 m² par station (Figure 13).

La maille utilisée pour le tamisage est de 1 mm². C'est la limite inférieure utilisée pour séparer la macrofaune (Taille ≥ 1 mm) de la méiofaune ($0,1 \text{ mm} \leq \text{Taille} < 1 \text{ mm}$) et la microfaune (Taille $< 0,1 \text{ mm}$).

Après le prélèvement, les échantillons sont immédiatement tamisés sur une toile en Nylon de 1 mm² de vide de maille afin d'éliminer le maximum de particules fines et de recueillir l'essentiel de la macrofaune. Le refus du tamis de chaque échantillon est fixé sur place à l'eau de lagune ou de mer formolée à 10% et conservé dans des sacs en plastique étiquetés portant toutes les indications relatives à chaque station (numéro de la station, zone d'étude et date du prélèvement).

3.1.2. Traitement des échantillons au laboratoire

Au laboratoire, chaque prélèvement biologique est lavé afin d'éliminer le fixateur (formol) dans un tamis de maille carré de 1 mm de côté. Le refus du tamis est ensuite versé dans une bassine

à fond blanc. Le tri proprement dit s'opère à l'aide d'une pince fine dans l'eau, sous la loupe binoculaire. Il consiste à recueillir les différentes espèces de la macrofaune et les séparer en groupes taxonomiques.

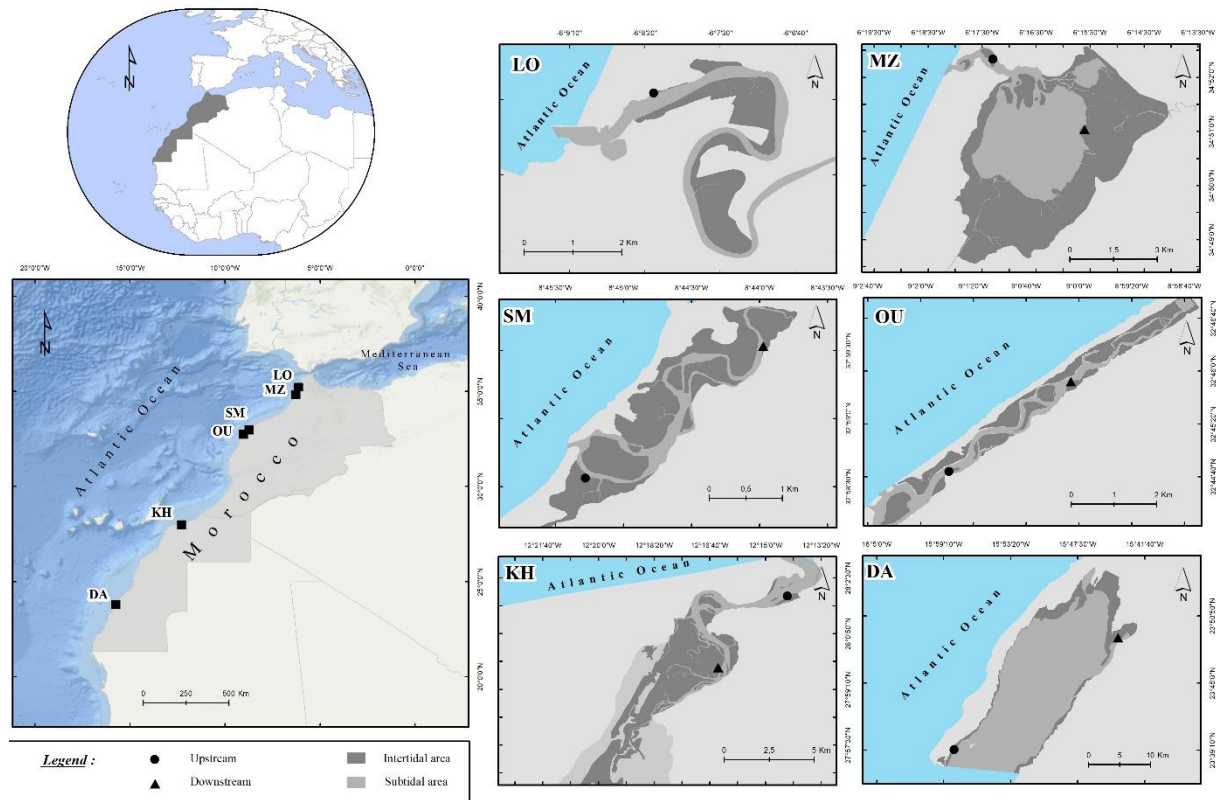


Figure 13 : Cartes montrant la localisation des sites d'étude sur la côte atlantique du Maroc. MZ : Lagune de Merja Zerga ; SM : Lagune de Sidi Moussa ; OU : Lagune de Oualidia, KH : Lagune de Khnifiss et DA : Baie de Dakhla ; (▲ : Amont), (● : Aval).

Les déterminations ont été menées, autant que possible, jusqu'au niveau spécifique. Elles ont été réalisées sous loupe binoculaire et lorsque cela s'avérait nécessaire, sous microscope. Pour chaque station, le nombre d'espèces ainsi que le nombre exact d'individus par espèce ont été comptabilisés puis conservés dans des piluliers contenant de l'alcool à 70° et portant une étiquette indiquant le groupe zoologique, le numéro de la station et la date de prélèvement. La nomenclature des espèces suit celle donnée par World Register of Marine Species (WoRMS) disponible sur le site <http://www.marinespecies.org/>.

Lorsqu'un spécimen est abimé ou lorsqu'un ou des parties de l'individu permettant de caractériser l'espèce de ce spécimen est ou sont absents, par exemple palpes, branchies, élytres, parapode, telson, etc., l'analyse taxonomique ne peut être menée à son terme et seul le nom du genre est utilisé. En cas d'incertitude sur le genre, seul le nom de la famille est utilisé, et, en cas

d'incertitude sur la famille ou sur les niveaux supérieurs de la taxonomie, seul est utilisé le nom de l'embranchement ou de la classe, par exemple Plathelminthes.

3.1.3. Traitement granulométrique et matière organique du sédiment

Afin de caractériser les spécificités du sédiment des habitats des herbiers, un échantillon supplémentaire de sédiment a été prélevé au niveau de chaque station pour l'analyse granulométrique et l'estimation de la matière organique.

La caractérisation de la nature du fond se base sur l'analyse granulométrique des échantillons prélevés. La granulométrie est l'étude de la répartition de la taille des grains dans un échantillon. La distribution des principales fractions sédimentaires reconnues (gravier, sable, sable fin, vase) permet de caractériser rapidement le type de sédiment (Wentworth, 1922).

La granulométrie du sédiment a été déterminée par l'utilisation d'une granulométrie laser type Malvern 2000, qui permet une classification basée sur la taille des particules qui composent le sédiment. L'ensemble des échantillons a été traité au sein du laboratoire Géolittomer (UMR 6554 LETG, Université de Nantes CNRS). Dans un premier temps, les échantillons de sédiments sont passés à l'étuve afin de ne garder que la matière sèche. Les échantillons ont été séchés à une température de 60°C. La quantité de sédiments récoltée est alors mise en solution avec de l'hexametaphosphate à 25 g/l afin de dissocier les grains, et ce pendant une période de 48h. Passée cette période, quelques milligrammes à gramme de sédiment sont ensuite injectés à l'aide d'une pipette dans le Malvern Master Sizer. Le laser granulométrique permet de déterminer la taille des grains en mesurant l'intensité de la lumière diffusée lors du passage d'un faisceau laser à travers un échantillon de particules dispersées. Cette donnée permet ensuite, après analyse, de calculer les tailles des particules qui ont créé l'image de diffraction. La micro-granulométrie laser permet d'analyser des particules dont la taille est comprise entre 0,05 μm et 878,67 μm . C'est une méthode rapide qui assure une excellente reproductibilité. Chaque mesure permet d'obtenir la répartition des particules (en pourcentage) par classe granulométrique : argiles (<2 μm), silts (entre 2 et 63 μm) et sables (entre 63 μm et 2mm). Les résultats sont classifiés selon le diagramme de Shepard en fonction du contenu en sable, en limon et en argile (Blott et Pye 2001 ; Pouzet et Maanan 2020).

Le taux de matière organique (MO) a été estimé par la technique classique de la « Perte au feu » (dite LOI pour « Loss on Ignition ») et aussi avec une nouvelle méthode d'analyse par l'analyseur Carbone/Souffre 832 du Laboratory Equipment Corporation (LECO)[®].

Les échantillons ont été séchés puis broyés avant d'être décarbonatés. Cette préparation permet de retirer la partie inorganique du carbone dans les sédiments. L'analyse est réalisée ensuite par un analyseur soufre/carbone SC 832 LECO[®]. Nos échantillons ont ensuite été placés dans une solution à 10% d'acide chlorhydrique, diluée dans de l'eau distillée jusqu'à la fin de la réaction. Le carbone restant correspond à la partie organique, évaluée par l'analyseur SC 832 au travers d'une cellule infrarouge. Une fois pesé, 0,5g de sédiment est placé dans une coupelle en céramique, puis inséré dans le LECO pour être chauffé par dioxygène à 1400°C. Cette crémation permet le rejet du Dioxyde de Carbone (CO₂) et de Carbonate de Calcium (CaCO₃) provenant du sédiment. Leurs taux sont captés par spectroscopie infrarouge après passage dans des filtres composés de Perchlorate de Magnésium (Mg (ClO₄)₂), l'intensité du rayonnement obtenu étant proportionnelle à la concentration en carbone (Andrews et al. 2008 ; Michaelson et al. 2011)

3.1.4. Acquisition des paramètres hydrologiques

L'échantillonnage de la macrofaune benthique a été couplé à des mesures de la température et de la salinité de l'eau ainsi qu'autres paramètres physicochimiques afin de mettre l'accent sur l'ambiance abiotique relative aux habitats des herbiers de *Z. noltei* et les communautés faunistiques associés, qui est susceptible d'influencer sa composition, sa structure et son évolution. Ces paramètres ont été mesurés *in situ* à l'aide d'une sonde multi-paramètres HANNA modèle HI 9828. Ces paramètres ont été prélevés à environ 1 m de profondeur.

3.2. Analyse numérique et traitement des données

Afin de comprendre les changements de la structure des communautés benthiques dans l'espace et dans le temps ainsi que les principales unités bio-sédimentaires, diverses analyses univariées et multivariées ont été appliquées aux données faunistiques et environnementales obtenues. Ces méthodes servent habituellement à faire ressortir les caractéristiques générales des communautés et d'identifier leur structure.

3.2.1. Analyses et indices univariés

Dans le but de déterminer la structure des communautés benthiques ainsi que leur diversité spécifique, on a eu recours à plusieurs analyses univariées, telles que la richesse spécifique S ; l'abondance A ; les indices de diversité (H' et J'). Ces méthodes servent habituellement à montrer les caractéristiques générales des communautés qui ne sont pas fonction de taxons spécifiques. Elles sont plus faciles à utiliser que les méthodes multivariées mais, tout comme les méthodes graphiques et distributionnelles, elles ne sont pas aussi sensibles pour détecter les changements (Clarke et Warwick 2001a).

3.2.1.1. Indices descriptifs des communautés

Richesse spécifique (S) : La richesse spécifique d'une communauté est la mesure de diversité la plus simple. Elle est exprimée par le nombre total d'espèces observées (en valeur absolue ou par unité de surface ou de volume). Cette méthode dépend de la taille des échantillons et ne considère pas l'abondance relative des différentes espèces. La richesse spécifique n'est donc autre que le nombre cumulé d'espèces dans les n prélèvements effectués (Amanieu et al. 1980).

Abondance totale (A) : C'est le nombre total d'individus recueillis dans une station donnée par unité de surface ramenée généralement au mètre carré. En effet l'abondance d'une espèce donnée i (q_i) est le nombre total d'individus de cette espèce par unité de surface (1 m^2), alors que l'abondance relative de l'espèce i n'est autre que le rapport en pourcentage $q_i/A \times 100$ par rapport au total des espèces.

Indice de Shannon-Weaver (H') et Équitabilité (J') : Plusieurs indices de diversité sont utilisés dans les études écologiques afin d'estimer la qualité des écosystèmes. L'indice de Shannon-Weaver (H') est probablement l'indice le plus couramment utilisé qui considère à la fois l'abondance et la richesse spécifique (Gray et al. 1990).

$H' = - \sum [(q_i/Q) \times \log_2 (q_i/Q)]$ avec q_i : nombre d'individus d'une espèce donnée / m^2 , Q : nombre total d'individus, H' est nul si tous les individus du peuplement appartiennent à une seule espèce, il est minimal si une espèce domine le peuplement et il est maximal quand toutes les abondances sont réparties équitablement entre les espèces (Quensière et Bénech 1983).

L'indice de Shannon-Weaver H' est souvent accompagné de l'indice d'équitabilité J' de Pielou (Pielou, 1966) qui représente le rapport de H' sur l'indice maximal théorique dans le peuplement (H'_{\max}), $J' = H'/H'_{\max} = H'/\log_2 S$.

3.2.1.2. *Modèle DIMO (DIversity MOnitoring)*

Ce modèle a été appliqué pour la première fois sur une communauté végétale. Pour l'écologie benthique, l'application de cet indice est assez récente, il a été adopté en France par Grall et Glémarec (1997) sur les peuplements des fonds de Maërl. Hily et Bouteille 1999b l'ont utilisé dans l'étude des changements de la diversité spécifique et trophique au niveau d'un sédiment peuplé par les zostères, dans la baie de Bretagne (France). Ce modèle correspond à une représentation graphique simple, dans un plan à deux dimensions, où sont confrontés l'indice de diversité H' de Shannon-Weaver en axe des ordonnées (Y) et la richesse spécifique exprimée en $\log_2(S)$ en abscisses (X) et de l'équitabilité des espèces (angle α) ; S étant le nombre d'espèces. L'utilisation du logarithme de base 2 a pour objet d'augmenter la variabilité de l'indice de diversité (H') et de le rendre plus sensible à la richesse spécifique (Qinghong, 1995). Chaque communauté ou site est représenté sur le diagramme par un point suivant les deux axes c'est à dire les valeurs de (H') et $\log_2(S)$ (Fig. 20). La ligne de la diagonale représente la diversité et l'équitabilité maximale ($J' = 1$; $J' = H'/\log_2(S) = \tan(\alpha)$).

Le modèle DIMO définit théoriquement quatre types de changements concernant les assemblages d'espèces : (1) richesse spécifique et régularité varient et diversité constante « diversity-type », (2) richesse spécifique et diversité changent et régularité constante « eveness-type », (3) richesse spécifique constante alors que la diversité et régularité changent « richness-type », (4) les trois paramètres varient « non-type ».

3.3. *Analyses multivariées*

3.3.1. *Identification et caractérisation des assemblages benthiques*

Dans le but de mieux étudier la complexité des écosystèmes benthiques en liaison avec les changements des milieux et des populations, les analyses multivariées de la structure des communautés sont requises (Underwood, 1996). Elles sont conduites afin de visualiser la réponse des communautés à différentes perturbations par le changement de l'abondance des espèces. Elles sont considérablement plus complexes que les autres méthodes et nécessitent des

traitements préalables ou une préparation des données telles que les transformations. Les données d'abondances ont été préalablement transformées pour atténuer les phénomènes de forte dominance. Les espèces rares, c'est-à-dire celles qui sont recensées une seule fois, ont été retirées de la matrice. Ces analyses comprennent la classification ascendante hiérarchique (CAH), l'analyse en composantes principales (PCO) et d'autres analyses de structure communautés.

Classification Ascendante Hiérarchique : La classification ascendante hiérarchique (CAH) est une méthode de classification destinée à produire des regroupements décrits par un certain nombre de variables ou caractères (Lebart, 1982). Elle permet de visualiser les affinités écologiques en créant des groupements hiérarchiques par agglomération. Cette méthode repose sur deux critères essentiels : (1) Le choix et le calcul d'un indice de similarité/distance entre les individus ou objets, (2) Le choix d'un algorithme de groupement des objets. Dans notre cas, nous avons utilisé comme indice de similarité la distance de Bray-Curtis, qui d'un point de vue écologique accorde le même intérêt aux espèces rares et abondantes (Legendre et Legendre, 2012). Les groupes sont associés pas à pas pour former progressivement un dendrogramme. L'axe des abscisses correspond aux stations (objets) et l'axe des ordonnées définit la distance entre deux stations ou deux groupes de stations.

L'Analyse en Coordonnées Principales (PCO) : Analyse en Coordonnées Principales (Principal Coordinates Analysis ou PCoA en anglais) est une routine qui permet de représenter sur un graphique à 2 ou 3 dimensions, des échantillons décrits par une matrice carrée contenant des indices de ressemblance entre ces mêmes échantillons. Cette méthode est due à Gower (1966). Elle est parfois appelée MDS métrique par opposition à l'analyse nMDS (ou MDS non métrique).

Analyse SIMPER : L'analyse SIMPER permet de déterminer les espèces typiques de chacun des prélèvements sur la base de leur contribution à la similarité entre les échantillons de ces prélèvements, ainsi que les espèces discriminatrices entre ces prélèvements, sur la base cette fois de la dissimilarité entre les groupes d'échantillons. Une analyse SIMPER comprend deux parties : la première évalue la similarité intra-groupe pour chaque groupe sélectionné, ainsi il permet de mettre en évidence les espèces typiques les plus contributives dans la similarité entre éléments de chaque groupe. La seconde partie de l'analyse SIMPER est tout à fait analogue à la première partie et ce sont les espèces discriminatrices et la dissimilarité totale entre les groupes d'échantillons qui y est exprimée. Les espèces discriminatrices sont représentées par

la valeur moyenne de contribution d'une espèce à la dissimilarité totale entre les groupes d'échantillons.

L'analyse DistLM : (Distance-based Linear Model) a été utilisée afin d'identifier les variables environnementales susceptibles d'expliquer les variations observées dans la distribution spatiale de la macrofaune benthique. L'analyse DistLM a été réalisée sur la matrice de similarité Bray-Curtis des données faunistiques (espèces benthiques) et les variables environnementales normalisées au préalable. Les résultats ont été présentés sous forme d'un test séquentiel. Ce test permet de déterminer les variables environnementales qui contribuent de manière significative à la variation des données faunistiques. Les résultats du test DistLM ont été visualisés à l'aide de la représentation graphique de l'analyse de redondance (distance based redundancy analysis - dbRDA).

3.3.2. Traitement des données et analyses statistiques

ANOVA (Analysis of Variance) : L'analyse de variance (ANOVA) à un, deux ou à trois facteurs ont été effectués pour évaluer la significativité des différences des paramètres et des effets testés. Au préalable, l'homogénéité des variances a été vérifiée à partir du test C de Cochran. En cas de non homogénéité des variances, les données ont été transformées en $\text{Log}_{10}(x+1)$. L'analyse de variance étant peu sensible à la non-normalité des données. Les moyennes des variables dépendantes ont été comparées *a posteriori* par le test de comparaison de moyenne de Tukey. Avant chaque ANOVA, un test de normalité ainsi l'homogénéité des variances ont été testée. En cas de non homogénéité des variances, un test non paramétrique de Kruskal-Wallis a été réalisé. Ces analyses ont été effectuées à l'aide du programme STATISTICA® 10.

PERMANOVA (Permutational Analysis of Variance) : L'analyse PERMANOVA (Anderson 2001) est une analyse de variance utilisant des variables multivariées et des permutations comme test de signification. Ce test statistique est utile pour étudier la communauté dans son ensemble. Il permet d'incorporer les informations provenant de chaque espèce séparément dans une seule analyse. Un autre avantage de cette méthode est que les données ne doivent pas être modifiées pour soutenir la normalité des variables et que la PERMANOVA est plus robuste qu'une ANOVA lorsque les variances ne sont pas homogènes (Clarke et Warwick, 2001b). Cette analyse a été effectuée à l'aide du logiciel Primer 6® (Clarke et Gorley 2005).

Chapitre 2 : Variation spatiale et latitudinale des paramètres biométriques des herbiers de *Zostera noltei* en Atlantique marocain

1. Introduction

Les phanérogames marines constituent des vastes herbiers dont la structure spatiale est souvent très complexe. Leur distribution spatiale irrégulière s'explique par différents phénomènes. Au cours du développement d'un herbier, les plantes se multiplient soit par reproduction sexuée, soit par propagation végétative (bouturage ou multiplication). Ces deux modes de multiplication seraient à l'origine de la distribution naturelle en taches (Duarte et Sand-Jensen 1990). En effet, à partir d'un faisceau originel, la croissance des rhizomes est centrifuge. La ramification des rhizomes par rapport à l'axe principal conduit à une localisation accrue des jeunes faisceaux en périphérie. La densité des faisceaux augmente donc du centre vers la périphérie (Hemminga et Duarte 2000).

Sans perturbation, l'herbier colonise tout le substrat de manière uniforme. En revanche, les perturbations naturelles ou non altèrent les pousses et provoquent des zones de mise à nu du sédiment (taches de sable). La distribution spatiale des herbiers à *Z. noltei* montre de très grandes variations, y compris à petite échelle, celle du mètre carré (Panayotidis et al. 1981). De nombreux facteurs modulent cette hétérogénéité spatiale. Leur interdépendance et leur multiplicité rendent complexe l'étude de la dynamique de l'herbier. La disponibilité en nutriments peut conditionner la distribution de herbiers par ses effets sur la teneur des tissus, sur la production et donc sur la biomasse des feuilles (Pergent et al. 1995).

La distribution en taches peut également être le reflet du type de substrat. Au niveau d'un substrat mixte (sable-rocher), la densité de l'herbier est plus élevée sur les zones sableuses et diminue vers les zones rocheuses (Augier et Cristiani 1984). Mais généralement, la mise en relation entre la structure des herbiers (densité, nombre et longueur de feuille, biomasse des faisceaux, etc.) et les paramètres environnementaux se dévoilent clairement par comparaison d'herbiers géographiquement séparés (Alcoverro et al. 1995) ou avec l'existence d'une source de perturbation (rivière ; installation aquacole) (Delgado et al. 1999; De Falco et al. 2000).

Dans ce chapitre, nous avons établi une comparaison des différents paramètres biométriques (densité, longueur, largeur et nombre de feuilles par pied, biomasses foliaire et endogé) dans des herbiers de *Z. noltei* à différentes échelles spatiale et latitudinale. Nous avons mis en relation ces différents paramètres avec les facteurs environnementaux locaux (granulométrie, pH et salinité, teneur en matière organique du sédiment) afin de déterminer les relations et l'impact des différents paramètres et facteurs les uns par rapport aux autres.

2. Matériel et méthodes

2.1. Échantillonnage

Pour la caractérisation des herbiers de *Zostera noltei*, trois réplicats d'une surface de 0,01 m² chacun ont été prélevés au niveau de chaque station à l'aide d'un carottier cylindrique de 12,5 cm de diamètre.

Sur le terrain, ces prélèvements ont été accompagnés par l'échantillonnage des sédiments au niveau de chaque station pour l'analyse granulométrique et l'estimation de la matière organique ainsi que des mesures des paramètres physicochimiques à l'aide d'une sonde multi-paramètre électronique (HANNA modèle HI 9828) dans l'eau interstitielle des herbiers. Les paramètres hydrologiques retenus pour cette étude sont : la salinité, la conductivité, le pH et la température de l'eau.

2.2. Traitement des échantillons et des données

Au laboratoire, on procède d'abord au rinçage des herbiers à l'eau douce pour débarrasser les feuilles des particules et des épiphytes, puis une étude biométrique a été assurée par le calcul du nombre moyen de feuilles par faisceau, la longueur et la largeur moyenne des feuilles pour 20 faisceaux, ainsi que le nombre de pieds par unité de surface. Ensuite, l'estimation de la biomasse consiste à séparer les feuilles des parties endogées (racines et rhizomes). Chacune des fractions ont été séchées à l'étuve à 60°C pendant 48h et puis chaque échantillon a été pesé à l'aide d'une balance. Le poids obtenu représente la biomasse exprimée en g de poids sec (PS) par unité de surface (m²).

Les calculs statistiques ont été réalisés à l'aide du logiciel Statistica 10[®]. Les tests statistiques ont été réalisés en fonction de la normalité ou non (Kolmogorov Smirnov) de la distribution des échantillons. Une analyse ANOVA à deux facteurs a été effectuée afin de comparer l'hétérogénéité spatiale et latitudinal des paramètres biométriques des herbiers.

Une analyse en composantes principales et une analyse de régression linéaire simple ont été effectuées pour évaluer les relations entre les paramètres physico-chimiques (température de l'eau, salinité) et les caractéristiques biologiques (densité, longueur et largeur des feuilles, biomasse foliaire et racinaire). Pour tous les tests, la signification statistique a été fixée à $p < 0,05$.

3. Résultats

3.1. Paramètres du milieu

Les traits généraux des caractères physico-chimiques des eaux des écosystèmes semi-fermés étudiés présentent quelques variations entre les stations selon leur position dans les sites (amont \neq aval). La température de l'eau, malgré un léger gradient amont-aval, reste relativement homogène sur l'ensemble des sites avec des valeurs comprises entre 14,06 et 21,38°C (Tableau 1). Le pH varie entre 7,81 à Khnifiss amont et 9,43 à Merja Zerga amont.

La salinité montre une variation de l'aval vers l'amont. Ses valeurs varient entre 16,25 mesuré au niveau de la station Merja Zerga aval et Khnifiss amont avec 39,75. La conductivité varie dans le même sens que la salinité (Tableau 1).

Tableau 1 : Paramètres hydrologiques enregistrés en eau interstitielle des herbiers de *Z. noltei* dans les différents sites étudiés. Sites (MZ : Merja Zerga, SM : Sidi Moussa, OU : Oualidia, KH : Khnifiss, DA : Dakhla) ; Position (D : Aval , U ; Amont).

Paramètres	MZ-		SM		OU		KH		DA	
	D	U	D	U	D	U	D	U	D	U
Physicochimiques										
T(°C)	14,06	16,22	17,38	15,58	15,48	16,31	21,38	17,09	20,74	16,93
pH	8,91	9,43	8,03	8,77	9,25	8,79	9,24	7,81	7,84	8,25
Salinité	16,25	18,86	24,34	29,66	34,22	29,48	36,26	39,75	39,44	27,02
Conductivité (mS/cm)	26	30	38	46	52	45	55	59	59	40,67

La granulométrie des sédiments des cinq zones de transition varie du limon fin au sable grossier. Les sédiments des stations d'échantillonnage varient du sable au sable vaseux sans variation d'aval en amont, sauf pour Oualidia et Dakhla (Figure 14).

Les échantillons de Merja Zerga, Sidi Moussa, Khnifiss amont et Oualidia amont sont caractérisés par une texture de sédiment de vases sableuses avec une fraction limoneuse variant entre 65,3% (Khnifiss aval) et 88,4% (Sidi Moussa amont). Les échantillons de Oualidia aval et de Dakhla amont étaient des sédiments de sable vaseux avec 15,0% et 19,7% de vases, respectivement. Les échantillons de Dakhla aval se placent comme des sédiments sableux avec 8,0% de la vase. (Tableau 2).

Les teneurs en matière organique dans les stations à texture vases sableuses étaient plus élevées, allant de 5,1% pour Merja Zerga en aval à 12,0% pour Sidi Moussa en amont. Des teneurs en matière organique plus faibles sont observées pour Oualidia en aval (3,7%) et Dakhla en aval (2,0%) et en amont (1,9%) ou la fraction sableuse est plus élevée.

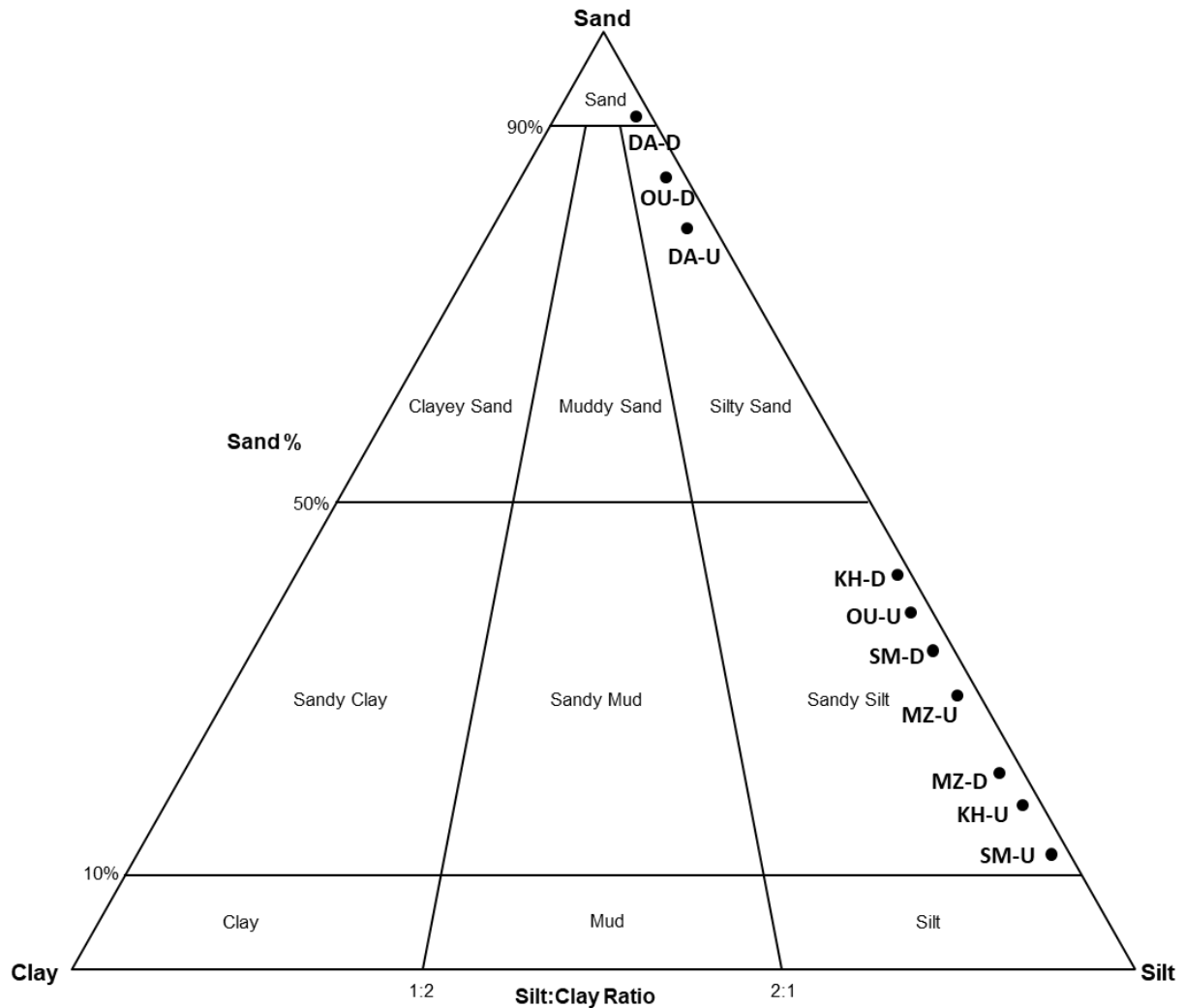


Figure 14 : Classification texturale (moyenne en %) des sédiments (n=3) échantillonnés dans les stations aval (D) et amont (U) des cinq écosystèmes côtiers semi-fermés le long de la côte atlantique marocaine. Sites (MZ : Merja Zerga, SM : Sidi Moussa, OU : Oualidia, KH : Khnifiss, DA : Dakhla) ; Position (D : Aval , U ; Amont).

Tableau 2 : Caractéristiques granulométriques (en moyenne %) des sédiments (n=3) échantillonnés dans les stations aval (D) et amont (U) de cinq écosystèmes semi-fermés de la côte atlantique du Maroc. MZ : Merja Zerga, SM : Sidi Moussa, OU : Oualidia, KH : Khnifiss, DA : Dakhla.

	MZ-D	MZ-U	SM-D	SM-U	OU-D	OU-U	KH-D	KH-U	DA-D	DA-U
% Organic matter	5,10	8,18	10,34	11,95	3,72	11,72	8,64	7,140	2,01	1,91
% Gravel	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
% Sand	20,20	29,30	32,00	11,60	85,00	33,50	34,70	18,20	92,00	80,30
% Mud	79,80	70,70	68,00	88,40	15,00	66,50	65,30	81,80	8,00	19,70
% V. Coarse gravel	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
% Coarse gravel	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
% Medium gravel	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0	0,00
% Fine gravel	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
% V. Fine gravel	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
% V. Coarse sand	0,00	0,00	0,00	0,00	0,90	0,00	0,40	0,00	1,70	0,00
% Coarse sand	1,70	0,60	7,10	0,70	6,50	2,80	1,70	2,60	17,60	6,70
% Medium sand	5,00	2,30	10,60	0,90	40,50	4,30	9,00	2,00	51,40	15,50
% Fine sand	6,20	8,20	5,40	1,90	33,60	9,50	12,00	3,40	22,30	29,50
% V. Fine sand	7,30	18,20	8,80	8,10	4,40	16,10	12,00	9,80	0,60	27,00
% V. Coarse silt	7,70	12,00	16,00	19,80	2,80	18,10	18,50	18,50	2,20	8,30
% Coarse silt	10,40	8,50	18,50	25,80	3,60	16,90	18,20	23,30	2,00	3,50
% Medium silt	17,50	14,80	15,00	20,00	3,10	13,30	12,40	18,40	1,60	3,60
% Fine silt	23,00	19,50	10,80	13,80	3,00	10,30	9,00	12,40	1,30	2,40
% V. Fine silt	17,20	13,40	6,30	7,60	1,90	6,50	5,80	7,40	0,70	1,40
% Clay	4,00	2,50	1,50	1,40	0,50	1,50	1,50	1,70	0,20	0,40
Groupe de Texture.	Vase sableux	Vase sableux	Vase sableux	Vase sableux	Sable vaseux	Vase sableux	Vase sableux	Vase sableux	Sable	Sable vaseux
Type du sédiment	Limon fin à sable très fin	Limon fin à sable très fin	Limon grossier à sable a moyen	Limon grossier à Sable Très fin	Sable moyen à limon grossier	Limon très grossier à sable très fin	Limon très grossier à Sable fin	Limon grossie à sable très fin	Sable moyen mal trié	Sable fin à limon très grossier

3.2. Caractérisation biométriques et morphométriques de l'herbier

Les résultats de la densité obtenus après la caractérisation des herbiers de *Z. noltei* montrent une augmentation de l'aval vers l'amont dans tous les sites à part les herbiers de Oualidia. L'herbier le plus dense a été enregistré à Dakhla - amont avec $6249,88 \pm 444,29$ faisceaux par m^2 , tandis que l'herbier le moins dense est celui de Merja Zerga - aval avec $2194,33 \pm 184,88$. Aucune différence significative n'a été enregistrée entre les sites et les positions ainsi que l'interaction entre les deux effets en termes de la densité ($p > 0.05$) (Tableau 3).

Tableau 3 : Valeurs moyennes (moyennes + écart-type, n=3) des caractéristiques morphométriques et biométriques de l'herbier *Z. noltei* des sites étudiés dans les deux positions d'habitats (amont, U et aval, D).

Site	Position	Latitude	Densité m^2	Biomasse foliaire AFDWg ⁻²	Biomasse souterraine AFDWg ⁻²	Longueur des feuilles (cm)	Largeur des feuilles (mm)
MZ	D	34,87	$2194,33 \pm 184,88$	$67,86 \pm 22,76$	$46,86 \pm 11,01$	$32,55 \pm 5,66$	$2 \pm 0,01$
	U	34,85	$3388,66 \pm 425,77$	$75,7 \pm 6,3$	$43,46 \pm 16,73$	$21,1 \pm 2,36$	$2 \pm 0,01$
SM	D	32,97	$2944 \pm 907,33$	$95,31 \pm 17,64$	$38,53 \pm 16,02$	$30,26 \pm 2,11$	$2 \pm 0,01$
	U	32,99	$5027,33 \pm 1592,44$	$146,13 \pm 39,02$	$34,31 \pm 11,21$	$31,7 \pm 3,3$	$2 \pm 0,01$
OU	D	32,74	$4929,66 \pm 1380,22$	$94,54 \pm 43,73$	$22,87 \pm 3,34$	$22,87 \pm 3,34$	$1,93 \pm 0,08$
	U	32,76	$2944 \pm 1240,66$	$87,13 \pm 21,97$	$31,23 \pm 2,27$	$31,23 \pm 2,27$	$2 \pm 0,01$
KH	D	28,07	$3462,77 \pm 253,18$	$81,67 \pm 15,42$	$96,93 \pm 8,95$	$10,84 \pm 1,31$	$1,66 \pm 0,04$
	U	28,08	$4620,22 \pm 283,92$	$56,42 \pm 7,1$	$86,96 \pm 6,76$	$16,97 \pm 2,35$	$1,9 \pm 0,13$
DA	D	23,81	$5425,88 \pm 2938,29$	$87,56 \pm 36,76$	$233,84 \pm 53,83$	$12,68 \pm 1,31$	$1,27 \pm 0,04$
	U	23,66	$6249,88 \pm 444,29$	$77,11 \pm 7,29$	$223,93 \pm 29,84$	$9,92 \pm 2,35$	$1,4 \pm 0,13$

Pour la biomasse foliaire, les moyennes maximales ont été enregistrées dans la lagune de Sidi Moussa avec $146,13 \pm 39,02$ AFDWg⁻² en amont et $95,31 \pm 17,64$ AFDWg⁻² en aval. Les valeurs de biomasses foliaires les plus faibles ont été enregistrées à Khnifiss avec $56,42 \pm 7,1$ AFDWg⁻² en amont. Les moyennes maximales de la biomasse souterraine (rhizomes + racines) ont été remarqué à la baie de Dakhla avec $233,84 \pm 53,83$ AFDWg⁻² en aval et $223,93 \pm 29,84$ AFDWg⁻² en amont. L'analyse statistique des biomasses de l'herbier de *Z. noltei* montrent qu'ils n'existent pas de différences significatives pour la biomasse foliaire contrairement à la biomasse souterraine qui montrent une variation significative entre la baie Dakhla et les autres sites étudiés (Tableau 4).

La moyenne de longueur des feuilles varie entre $9,92 \pm 2,35$ cm (Dakhla amont) et $32,55 \pm 5,66$ (Merja Zerga aval). Pour la largeur moyenne, le maximum est de 2 mm enregistré dans les sites

Merja Zerga et Sidi Moussa et Oualidia, alors que les largeurs minimales ont été enregistrées à Dakhla aval avec $1,27 \pm 0,04$ mm. Une nette variation dans la longueur et la largeur des feuilles a été enregistré entre les sites situés au nord en les comparants avec celles des sites du sud au Maroc. L'analyse statistique de ces paramètres montre une différence significative de la longueur et la largeur ($p < 0.05$) en termes de sites, par contre aucune différence n'a été constaté pour l'effet de position (Tableau 4).

Tableau 4 : Résultats du test ANOVA à deux facteurs des différences des caractéristiques morphométriques et biométriques des herbiers *Z. noltei* aux échelles du site et de positions (amont – aval). Différences significatives sont montés en **gras**.

Effet	Densité (m ²)			Biomasse foliaire (AFDW) g ⁻²		Biomasse souterraine AFDWg ⁻²		Longueur des feuilles (cm)		Largeur des feuilles (mm)	
	Df	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
Site	4	2,51	0,074	1,57	0,211	26,92	0,000	23,09	0,000	9,23	0,000
Position	1	0,09	0,75	1,47	0,231	0,05	0,823	0,04	0,83	1,03	0,321
Site × Position	4	1,51	0,23	0,44	0,773	0,06	0,991	4,62	0,008	0,27	0,881
Erreur	20										
Total	29										

Certaines de ces paramètres de l'herbier affichent une corrélation significative avec la latitude. La densité corrèle négativement avec la latitude ($r = -0,76$, $p = 0,011$). On note la même constatation pour la biomasse souterraine (rhizomale et racinaire) qui corrèle aussi négativement d'une façon significative avec la latitude ($r = -0,88$, $p = 0,002$). Néanmoins, la longueur des feuilles corrèlent positivement avec la latitude ($r = 0,77$, $p = 0,014$), et la largeur des feuilles ($r = 0,92$, $p = 0,001$) (Figure 15).

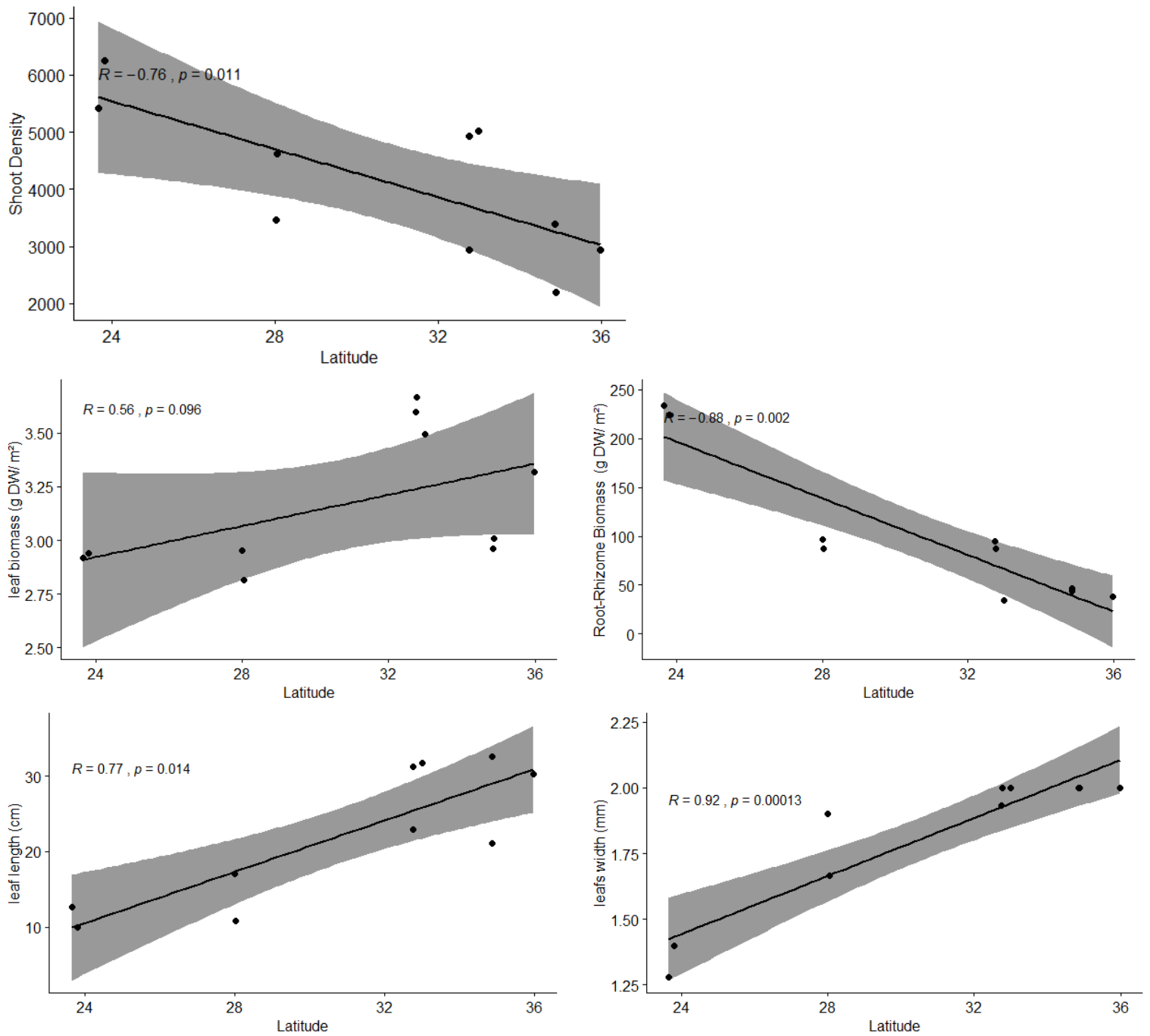


Figure 15 : Analyses de corrélation de Pearson des paramètres morphométriques et biométriques des herbiers *Z. noltei* dans les sites échantillonnés avec la latitude. Zone grisée : intervalles de confiance à 95%.

L'analyse en composantes principales (ACP) a été effectuée à partir des données biométriques et morphologique des herbiers de *Z. noltei*. L'axe PCA₁ présente un taux de variation élevé (68,2%) et est corrélé négativement avec la matière organique ($r = -0,61$), et positivement avec la taille moyenne des sédiments (Mean size) ($r = 0,58$), la salinité ($r = 0,63$) et la conductivité. ($r = 0,64$). De l'autre côté, l'axe PCA₂ ne présente pas une corrélation significative avec les paramètres environnementaux. Cette analyse révèle une nette variabilité entre les herbiers de *Z. noltei* des systèmes semi-fermés au nord du Maroc avec celles au sud notamment avec les herbiers de la baie de Dakhla (Figure 16).

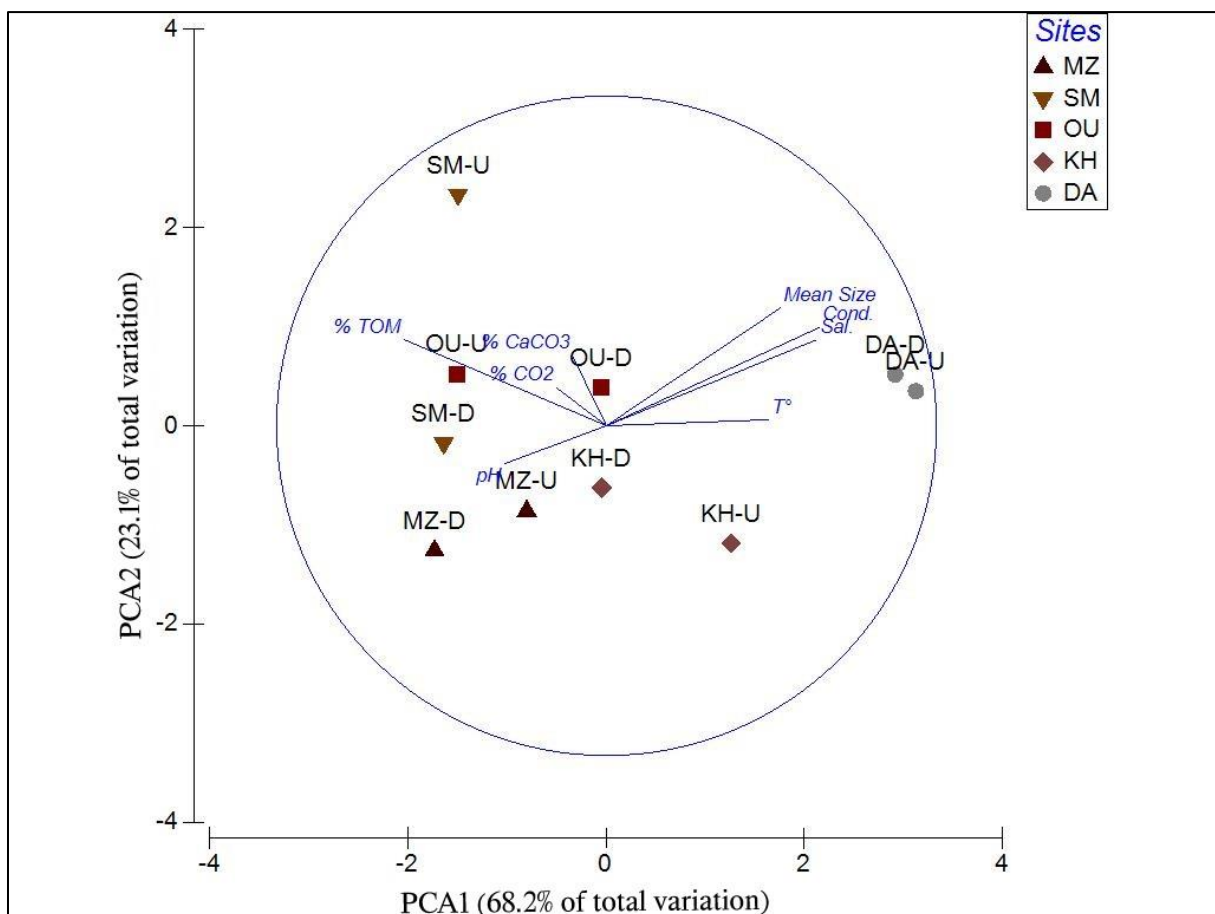


Figure 16 : Analyse des coordonnées principales (PCA) des variables biométriques et morphométriques des herbiers de *Z. noltei* des sites échantillonnés. Les attributs les plus corrélés aux axes de la PCA (corrélations de Pearson $> 0,2$) sont représentés par des vecteurs qui chevauchent la PCA

4. Discussion

Les herbiers de phanérogames marines sont des écosystèmes clés très productifs qui subissent une perte de leurs étendues due à des facteurs de stress "liés au climat" et à l'homme, ainsi qu'à des causes naturelles. Il est donc essentiel que les gestionnaires disposent de données de base sur la répartition, l'abondance et les caractéristiques des herbiers marins et de leur environnement pour évaluer et surveiller la ressource.

Ces connaissances manquent pour les côtes marocaines et il y a un besoin évident d'acquérir des données de base pour surveiller et protéger ces habitats importants. Un des objectifs de la présente étude est de caractériser les herbiers de *Z. noltei* dans différents écosystèmes semi-fermés, en s'appuyant sur une comparaison entre sites et entre position d'herbiers dans le site aval et amont, et ensuite de déterminer et détecter la relation entre les paramètres de l'herbier avec différents paramètres sédimentaires et physicochimiques.

L'analyse de sédiments des différents habitats prospectés dans la présente étude révèle que les sédiments des herbiers sont plus riches en matière organique totale avec des taux importants de CO₂ et de carbonates CaCO₃. La présence d'un appareil racinaire et rhizomal favorise la stabilisation du sédiment dans les herbiers alors que la présence d'un espace foliaire réduit considérablement l'hydrodynamique du milieu (Fonseca et Bell 1998). Les textures des sédiments des herbiers varient entre le limon sableux, sable limoneux et sable au niveau des sites étudiées avec des différences de taille de ces particules. Ceci prouve que les herbiers de *Z. noltei* au Maroc possèdent une plasticité et une capacité d'adaptation et de colonisation de différents substrats (Holmer et al. 2005).

La comparaison des herbiers de *Zostera noltei* des différents écosystèmes étudiés montre que ces herbiers présentent une hétérogénéité et variabilité en termes de quelques métriques mesurées. La biomasse endogée ainsi que la longueur et la largeur des feuilles affichent une différence significative le long des sites. Cette plasticité phénotypique, que l'on peut considérer comme une solution tactique (Jacquard, 1980) permet à cette espèce de coloniser et de se maintenir dans des milieux dont les conditions sont assez variées.

En comparaison avec d'autres herbiers de *Z. noltei*, la caractérisation des herbiers de *Z. noltei* au niveau du Banc d'Arguin (Mauritanie) montre une densité de 6720 pieds/m², une biomasse foliaire de 65,20 g DW m⁻² et une biomasse souterraine de 95,43 g DW m⁻² (van Lent et al.

1991). Le bassin d'Arcachon (France, le plus grand et le plus important herbier de *Zostera noltei* en Europe (Charpentier et al. 2005) montre une densité de 6052 pieds/m², une biomasse foliaire de 38,10 g DW m⁻² et une biomasse racinaire de 54,55 g DW m⁻². Le nombre de faisceaux par m² atteint 6305 au niveau du Lac d'Hossegor, avec une biomasse foliaire de 200,7 g DW m⁻² et une biomasse racinaire de 76,1 g DW m⁻² (Auby et Trut 2011). Une étude effectuée au niveau de la baie du Fangar (Espagne) montre une biomasse foliaire de 219 g DW/ m² et une biomasse racinaire de 178 g DW/ m² (Pérez, 1989). Ces valeurs élevées peuvent être comparée dans la présente étude avec ceux qui sont enregistré à la baie de Dakhla avec une densité moyenne de 5 838 pieds/m² et une biomasse foliaire de 82,34 g DW m⁻² et une biomasse souterraine de 228,89 g DW m⁻².

Pour les autres sites, les paramètres biométriques de l'herbier se montrent faibles en les comparants avec les précédentes populations. Néanmoins ils restent au de dessus d'autres herbiers dans d'autres localités comme l'étang de Than (côte méditerranéenne française) où la densité moyenne est estimée à 1241 pieds/m², la biomasse foliaire est de 36,4 g DW m⁻² et la biomasse racinaire est de 40,8 g DW m⁻² (Plus et al. 2001) ainsi que dans Lanzarote (archipel des Canaries) où la valeur maximale de densité qui a été obtenue a été de 1312 pieds/m² (Aldanondo et al. 2005).

5. Conclusion

La présente étude a concerné des herbiers de *Z. noltei* présents dans différents écosystèmes qui sont soumis à différentes pressions anthropogéniques le long d'un gradient latitudinal sur la côte atlantique du Maroc. Les résultats suggèrent que les des herbiers *Z. noltei* présentent une variabilité dans les caractères morphométriques et biométriques entre les sites. Cette variabilité est conditionnée par différents paramètres sédimenteux et physicochimiques notamment le type de substrat, la quantité de matière organique, la température et la salinité. D'autres paramètres pourraient induire à cette variation à savoir ceux liées aux pressions anthropiques, ce qui pourrait avoir une affluence sur le rôle que jouent les herbiers comme habitat clés pour les communautés associés notamment la macrofaune benthique. Des études génétiques sont nécessaires afin évaluer l'évolution de ces habitats qui sont confrontés à de plus grandes pressions anthropiques et à des changements globaux, dans le but de bien connaitre les dynamiques de propagation et de recrutement afin d'adopter des stratégies de conservation et de restaurations adéquates.

Chapitre 3 : Effets des herbiers de *Zostera noltei* sur la macrofaune benthique dans les écosystèmes côtiers de l'Atlantique Nord du Maroc : comparaison spatiale et saisonnière

Ce chapitre a été traité sous forme d'un article publié dans la revue **Biologia** indexée dans les bases de données 'Scopus' :

Bououarour, O., El Kamcha, R., Boutoumit, S. et al. Effects of the *Zostera noltei* meadows on benthic macrofauna in North Atlantic coastal ecosystems of Morocco: spatial and seasonal patterns. *Biologia* 76, 2263–2275 (2021). <https://doi.org/10.1007/s11756-021-00718-9>

Résumé en français

L'influence des herbiers de phanérogames marines sur les macroinvertébrés benthiques a été étudiée dans quatre systèmes côtiers semi-fermés au Maroc. Les variables biologiques et environnementales ont été examinées dans des habitats végétalisés et d'autres à substrats nus sur quatre sites sélectionnés en deux saisons (hiver et été). Un total de 28 687 individus a été rapporté appartenant à 69 taxons. La richesse des espèces a augmenté de manière significative avec le gradient latitudinal. La biomasse de la macrofaune variait significativement d'un site à l'autre et présentait une relation positive significative avec la présence d'herbiers marins en été comme en hiver. Le modèle DIMO a indiqué que les variations de la structure de la faune macrobenthique étaient principalement dues à l'existence de la *Zostera noltei* ; l'analyse PERMANOVA a détecté que les assemblages faunistiques changent d'un site à un autre et que leur variation était renforcée avec la latitude, et ce, pendant les deux saisons. Une cause saisonnière de la propagation de la macrofaune sur tous les sites étudiés peut être le type d'habitat. Les modèles linéaires basés sur la distance (DistLM) ont révélé que les caractéristiques des sédiments (concentrations de carbone et de carbonate de calcium et pourcentage d'argile) sont les principales variables prédictives qui expliquent la composition de des assemblages macrobenthiques. Cette étude propose un modèle général pour évaluer les modèles de distribution spatiale des communautés benthiques à différents niveaux dans les lagunes côtières dominées par les herbiers marins.

Mots clés : phanérogames marines ; faune macrobenthique ; diversité ; systèmes côtiers semi-fermés.

Abstract

The influence of seagrass on benthic macroinvertebrates was investigated in four semi-enclosed coastal systems in Morocco. Biological and environmental variables were examined in vegetated and bare habitats at four selected sites in two seasons (winter and summer). A total of 28,687 individuals were reported as belonging to 69 taxa. Species richness increased significantly with latitudinal gradient. Macrofaunal biomass varied significantly across sites and had a significant positive relationship with the presence of seagrass in both summer and winter. The DIMO model indicated that the variations in macrobenthic faunal structure were mainly due to the existence of the *Zostera noltei*; PERMANOVA analysis detected those faunal assemblages shifted within the site and that their variation was enhanced with latitude, in both seasons. A seasonal cause for the spread of macrofauna at all the study sites may be the type of habitat. Distance-based linear models (DistLM) revealed that sediment characteristics (carbon and calcium carbonate concentrations and clay percentage) are the main predictor variables that explain the composition of the macrobenthic faunal assemblage. This study proposes a general model for evaluating spatial distribution patterns at various levels within seagrass-dominated coastal lagoons.

Keywords: seagrass; macrobenthic fauna; diversity; semi-enclosed coastal systems

1. Introduction

Macrobenthic communities are essential for most marine ecosystems to function (Silberberger et al. 2019). They are required for many processes such as nutrient cycling, pollutant metabolism and secondary production (Snelgrove 1998; Pratt et al. 2014). Most macrobenthic species also have a sedentary lifestyle, an intermediate trophic level, a relatively long lifespan and a variable response to changes in environmental stress, which makes macrobenthos an effective and useful indicator for assessing the ecological status of the coastal and marine systems, as it provides a good overview of the environmental conditions (Dauvin 2007; Pérez-Ruzafa et al. 2011; Borja et al. 2012; Souza et Vianna 2020).

Biodiversity in benthic habitats is known to be dependent on biological and physical factors such as oxygen, temperature, salinity and organic material load (Robert et al. 2014). The organization of benthic communities also relies on food availability (Kröncke 2006) and, to a certain extent, habitat type (Sebens, 1991). One of the habitats that enhance the density and diversity of benthic macrofauna is seagrasses (Baden et Boström 2001) that are known to stabilize the sediment and improve the accumulation of organic matter, thus increasing the availability of food (Baden et al. 2010) as well as providing a refuge both for adult and juvenile marine organisms.

With around 60 species globally, seagrasses are marine angiosperms that occur in every coastal area in the world except the Antarctic (Hemminga et Duarte 2000; Green et Short 2003). On uniform substrates such as bare sand and mud, seagrasses provide a physical structure and have ecological functions similar to those of mangroves and coral reefs (Sheridan, 1997). Seagrass meadows are usually considered as biodiversity hotspots (Thomsen et al. 2018). They also affect the habitat available to infauna and epifauna, increasing the variety of microhabitats around leaves and root-rhizomes, and altering predator-prey relationships (Lee et al. 2001). In turn, macroinvertebrate faunal communities interact with and support many of the ecosystem services provided by seagrass beds (Barbier et al. 2013).

Many studies have been undertaken on the effects that seagrass meadows have on benthic invertebrate diversity, comparing vegetated areas to the surrounding bare areas (Connolly 1995; Nagelkerken et Van Der Velde 2004; Fredriksen et al. 2010; Sánchez-Jerez et al. 2000). The main differences have been shown to be an increase in the abundance, biomass and species richness of seagrasses. However, these variations may also be affected by other environmental

features (hydrodynamics, grain-size, etc.) (Boström et al. 2006a). In addition, most seagrass beds are suffering from rapid decline due to direct and indirect anthropogenic pressures. *Zostera noltei* is one of the few seagrass species that are adapted to the harsh conditions of intertidal habitats (Hemminga et Duarte 2000).

Semi-enclosed coastal systems (SECSs) are ecosystems specific to coastal areas. They are ecologically valuable systems and their functions provide crucial ecosystem services (Newton et al. 2014). The Moroccan Atlantic coast, stretching over 3000 km, encompasses several semi-enclosed coastal systems including lagoons, estuaries and bays. These SECSs are complex ecosystems characterized by high natural variability both spatial and temporal, and high productivity. They sustain rich native fauna and flora since they are sheltered and, in most cases, highly active shallow-water systems. They are important breeding and nursery grounds for migratory species, both ecologically and economically (Deppe 2000). Atlantic Moroccan SECSs are also important feeding and breeding grounds for various bird species and important stop-over or over-wintering sites for migratory birds. Despite their protected status, human impact is evident in the form of increasing urbanization, intensive agriculture, fishing, tourism, and/or oyster farming. The paucity of conservation efforts is not only harmful to the biodiversity of these SECSs but has already been shown to be a constraint on their capacity to provide important ecosystem revenue (Touhami et al. 2017; Boutahar et al. 2019).

The dwarf eelgrass *Zostera noltei* Hornemann, 1832 is the dominant seagrass in the Atlantic SECSs of Morocco. It is universally considered to be one of the most important perennial seagrass species on intertidal mudflats (Brun et al. 2003a). It is widely distributed across the Atlantic coast from Norway to Mauritania and also occurs in the Mediterranean, the Black Sea and even in the Caspian and Aral Seas (Hartog et Kuo 2005).

Although several studies have been conducted on SECS macrobenthos in recent decades (Bazaïri et al. 2003; Chaouti et Bayed 2008; Lefrere et al. 2015; Chaouti et al. 2019; Feirouz et al. 2019; El Asri et al. 2020), the role of *Z. noltei* meadows and their importance for the benthic macrofauna is rarely documented. This study investigates the importance of the *Z. noltei* seagrass beds as a key element for the structure and diversity of benthic macrofauna in Moroccan SECSs on spatial and temporal scales, by comparing vegetated habitats with bare habitats in four SECSs on the Atlantic coast of Morocco. The main environmental variables that explain the patterns of distribution and diversity of benthic communities are then identified.

The resulting hypothesis is that (1) diversity and abundance are higher in *Z. noltei* habitats than in bare sediment habitats, and (2) these differences vary between sites and seasons.

2. Material and methods

2.1. Sampling sites

Zostera noltei and nearby bare sediment were sampled from four SECSs along the northern Atlantic coast of Morocco: The Loukkos estuary and the Merja Zerga, Sidi Moussa and Oualidia lagoons (Figure 17). These ecosystems are heterogeneous, mainly in terms of their typology, geomorphology and catchment geology, and the spatio-latitude variation in different environmental factors.

The Loukkos estuary (L) (35°07' N - 06°00' W) is a mesotidal system with a channel depth fluctuating between 2 m (upper estuary) and 10 m (estuary mouth). With a surface area of 72 km², it is subject to semi-diurnal tides with a tidal range between 2.5 and 3 m (Geawhari et al. 2014). It is subject to the influence of major anthropogenic activity (agricultural, industrial and urban) (Kalloul et al. 2012).

The Merja Zerga lagoon (M) (34°47' N - 6°13' W) is in the shape of an ellipse, the depth varying between 0.50 m and 1.50 m. It occupies an area of about 30 km² and is largely influenced by tidal rhythms that fluctuate by almost 1.4 m (Bazairi et al. 2003). It is subject to the pressures of cattle-raising, artisanal fishing, shell-fishing and tourism (Mhamdi Alaoui et al. 2010).

The Sidi Moussa lagoon (S) (32°52' N - 8°51' W) covers an area of 4.2 km² and has a maximum depth of approximately 5 m, decreasing progressively towards the upstream end of the lagoon. The tidal regime is semi-diurnal with a tidal level varying between 2 m and 4 m (Hilmi et al. 2002). Various activities in the lagoon like traditional fishing and aquaculture have a considerable impact (Maanan 2008).

The Oualidia lagoon (O) (34°47' N - 6°13' W) is over 7 km long and 1 km wide, with a mean depth of 2 m. It is characterized by a semi-diurnal tide and tidal influxes ranging from 0.8 m to 3.6 m (Hilmi et al. 2005). The lagoon is subject to numerous stressors related to fisheries, aquaculture and seaweed stock (Maanan et al. 2014).

2.2. Sample acquisition

Two stations (upstream and downstream) were prospected at low tide in the intertidal areas of the four sites in winter 2015 and summer 2016, except the Loukkos estuary where *Z. noltei* beds are only present downstream. Macrobenthic sampling (three replicates per station) was carried out to a depth of 20 cm using a 12.5 cm diameter PVC corer. The samples were sieved using a 1 mm mesh, then fixed and conserved in formalin (4%) with Rose Bengal for coloration.

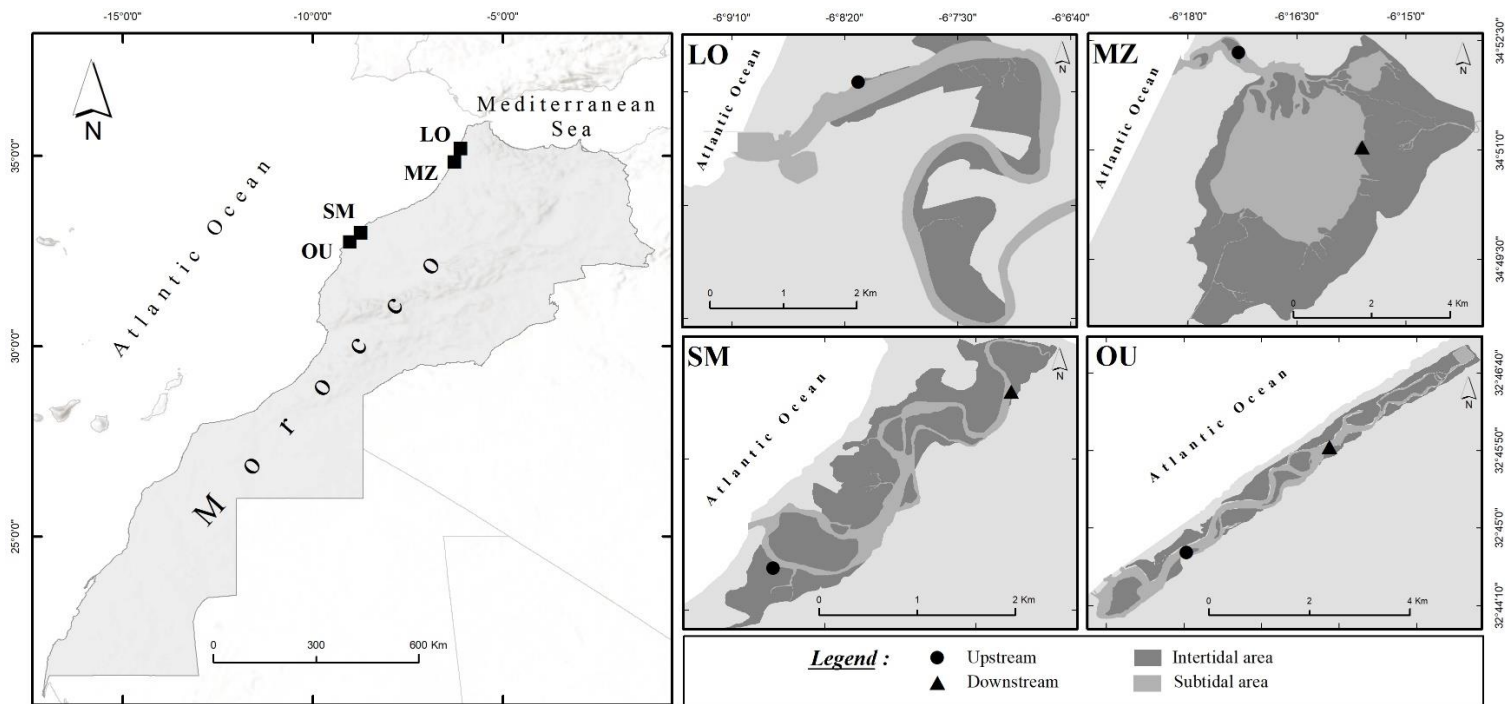


Figure 17 : Map showing location of the study sites on the Atlantic coast of Morocco. LO: Loukkos estuary; MZ: Merja Zerga lagoon; SM: Sidi Moussa lagoon; OU: Oualidia lagoon.

Each sample of the macrofauna was associated with a sample of sediment collected to determine the organic carbon and grain size. The hydrological parameters (water temperature, pH, salinity, conductivity, resistivity and total dissolved solids) were also measured in situ using a HANNA portable multi-parameter.

2.3. Laboratory analysis

The macrofauna were sorted, identified (at species level where possible), counted and preserved in 70% ethanol. The scientific name and systematic order of each species were revised in accordance with the WoRMS database (<http://marinespecies.org/>). Biomass (B) was determined following desiccation (48 h at 60°C) and calcination in the oven at 500°C for 3 h.

The sediment samples were used to determine ratios of gravel, sand and mud (Wentworth, 1922). Grain size was measured with a laser granulometer (Malvern Mastersizer 2000) at LETG, UMR 6554, University of Nantes. The overall distribution was then calculated with the Gradistat[®] Excel package (Blott et Pye 2001; Pouzet et Maanan 2020).

For a more precise estimation of the organic matter, a LECO[®] carbon analyzer was used to calculate carbon, CO₂ and CaCO₃ percentages after 1400°C dioxygen burning and mineral decarbonizing with sulfuric acid solution (Andrews et al. 2008; Michaelson et al. 2011).

2.4. Data analysis

Abundance (N: ind. m²), number of species (S), Shannon-Wiener diversity index (H', log₂) and Pielou's evenness index (J') were calculated for each sample using the DIVERSE routine. A two-way analysis of variance (ANOVA), taking site and habitat as the variables, was used to test the differences on S, N, B, J' and H' on different spatial scales. The indices log₂(S) and H' at each sampling station for the two seasons were plotted together on a two-dimensional graphic representation, in a diversity model called a DIMO diagram and regarded as a synthetic tool (Qinghong, 1995).

Benthic faunal abundance data was averaged from the three replicates per station. After fourth root transformation to downplay the importance of high-abundance species, similarities between the sampling stations were calculated using a Bray-Curtis similarity coefficient and interpreted with the SIMPROF similarity profile test. Environmental variables were square root transformed and normalized, and a resemblance matrix was created using Euclidean distance. Hierarchical agglomerative cluster analysis of the abundance data was used to identify the macrofaunal community structure (Clarke et Warwick 2001a). Affinity group differences were visualized through principal coordinate ordination analysis (PCO), and the community composition structure indexes that were correlated (Spearman $\rho > 0.5$) to sample ordination were

represented as superimposed vectors in the PCO graph. Significant differences in faunal composition between stations were tested using a one-way ANOSIM test. The SIMPER routine (cut-off 50%) was used to identify the species that contributed most to similarity between the identified assemblages (Clarke et Warwick 2001b).

Differences between sites and habitats were tested with a two-way crossed PERMANOVA, with the site (random factor with four levels: LO, MZ, SM and OU) and habitat (fixed factor with two levels: vegetated and bare) used as factors in the design (Anderson et al. 2008). The significant interaction term was then investigated using pairwise a posteriori comparison with the PERMANOVA t statistic and 9999 permutations. Due to the unbalanced constituents of the study (absence of *Z. noltei* upstream in the Loukkos estuary), it was not possible to compare results among positions.

The contribution of environmental variables to the variability observed in the macrofauna community structure was evaluated by DistLM analysis (distance-based linear modeling). Sequential tests were used to determine which combinations of environmental variables best explained the variability in the response variable. Adjusted R^2 was used as the selection criterion for the stepwise selection procedure. The results were visualized using the graphical representation of the distance-based redundancy analysis (dbRDA).

All the above procedures were carried out with the PRIMER 6 + PERMANOVA[®] software (software package from Plymouth Marine Laboratory, UK) (Clarke et Warwick 2001a; Anderson 2008), while the two-way ANOVA of benthic community structure indexes was carried out in STATISTICA software package (StatSoft Inc., 2011, version 10).

3. Results

3.1. Environmental variables

Values for the environmental parameters are shown in Table 5. Mean temperature ranged between 14.1° and 17.38°C in winter and 21.4° and 28.7°C in summer, with little variation between upstream and downstream samples ($U > D$). pH values were significantly different between sites in both seasons, with variations between position areas. The values for salinity, conductivity, resistivity and total dissolved solids (TDS) showed significant variation between sites in winter only, which was no longer apparent in the summer season.

The granulometric composition revealed that the sediment in the sampling areas mainly comprised sand fractions (especially medium sand). In the unvegetated samples, “muddy sand” was the main textural group, and the “sand” textural group occurred in a few unvegetated samples close to the lagoon inlets. “Sandy mud” appeared in a number of samples that were present on the *Z. noltei* seagrass beds. The highest carbon content and CO₂ and CaCO₃ concentrations were registered during winter, particularly in the vegetated samples from the three lagoons. These significant concentrations decreased in the summer (Table 5).

3.2. Composition and diversity of benthic fauna

A total of 69 macrobenthic taxa comprising 28,687 individuals were found in this study. Gastropoda (48%) and Bivalvia (20%) were the most dominant taxonomic groups. Crustacea and Polychaeta had the greatest values for species richness, with 21 and 19 taxa respectively. Maximum values for density were recorded in the summer with the Oualidia vegetated upstream sample (OU-V-S) ($13,997 \pm 900 \text{ ind. m}^{-2}$) and the lowest mean abundance was recorded in the barren downstream sample from Merja Zerga (MD-B-S) ($22.25 \pm 9.25 \text{ ind. m}^{-2}$). Species richness ranged from 23 ± 0.67 (site SD-V-W) to 1.67 ± 0.44 (site MD-B-S). Biomass was greater in the Merja Zerga vegetated upstream sample with $244.5 \text{ g AFDW m}^{-2}$, while the lowest biomass values were noted for L ($0.25 \text{ g AFDW m}^{-2}$), both in winter (Table 6). Specific richness differed significantly between sites in the winter season (Table 7). Post-hoc analyses show that S values increased significantly along the latitudinal gradient from Loukkos to Oualidia and were higher in vegetated habitats. However, in summer, S values showed significant differences between habitats ($S^{\text{vegetated}} \gg S^{\text{unvegetated}}$) but not between sites.

For biomass values, the effects of site and habitat and their interaction were clearly significant in winter, while in summer only the effect of habitat was significant.

Tableau 5 : Average values (mean values \pm standard deviation, n = 3) of environmental factors recorded among the studies sites in winter and summer and from two sampling position habitats

Sites	Loukkos estuary		Merja Zerga lagoon				Sidi Moussa lagoon				Oualidia lagoon			
	W	S	W		S		W		S		W		S	
Position	D	D	D	U	D	U	D	U	D	U	D	U	D	U
Variables														
T (°C)	17.6 \pm 0.7	27.8 \pm 0.1	14.1 \pm 0.1	16.2 \pm 0.3	26.1 \pm 0.2	27.2 \pm 0.2	15.4 \pm 0.2	17.2 \pm 1.2	22.1 \pm 0.5	26.4 \pm 0.5	15.7 \pm 0.1	16.4 \pm 0.1	21.4 \pm 0.1	21.9 \pm 0.5
pH	7.8 \pm 0.1	8.4 \pm 0.5	8.5 \pm 0.5	9.1 \pm 0.6	8.6 \pm 0.3	8.7 \pm 0.4	8.5 \pm 0.1	7.9 \pm 0.1	9.1 \pm 0.1	9.8 \pm 0.1	8.8 \pm 0.1	8.6 \pm 0.3	10.1 \pm 0.1	8.9 \pm 0.1
Conductivity (mS cm ⁻¹)	48.5 \pm 0.7	45 \pm 0.7	26.5 \pm 0	30 \pm 0	50.5 \pm 0.7	43 \pm 0	46 \pm 1.4	39 \pm 1.4	43 \pm 0.7	53.5 \pm 0	52 \pm 1.4	45.5 \pm 0	48 \pm 0	43 \pm 0.7
Salinity	32 \pm 0.4	29.1 \pm 0.4	16.5 \pm 0.1	18.8 \pm 0.2	33.1 \pm 0.2	27.6 \pm 0.3	29.9 \pm 0.9	25 \pm 1	27.7 \pm 0.4	35.2 \pm 0.2	34.4 \pm 1.2	29.6 \pm 0.1	31.4 \pm 0.1	27.9 \pm 0.2
Resistivity (Ohm·cm)	20.5 \pm 0.7	22.5 \pm 0.7	37.5 \pm 0	33 \pm 0	23 \pm 0	20 \pm 0	22 \pm 0.7	25.5 \pm 0.7	23 \pm 0	19 \pm 0	19 \pm 0.7	22 \pm 0	20.5 \pm 0	23 \pm 0
TDS (ppm)	24485 \pm 219.2	22515 \pm 304.1	13435 \pm 28.3	15130 \pm 48.5	21490 \pm 155.5	25315 \pm 233.3	22995 \pm 671.7	19565 \pm 728.3	21535 \pm 169.7	26715 \pm 318.2	26065 \pm 813.2	22810 \pm 183.8	24055 \pm 49.5	21580 \pm 190.9
Carbon (%)	3.2 \pm 0.2	3.7 \pm 2.3	8.1 \pm 2.8	7.4 \pm 5.8	4.9 \pm 1.1	4.6 \pm 22.9	26.3 \pm 7.6	12.2 \pm 0	9.5 \pm 0.9	6.6 \pm 0.6	16.5 \pm 1.4	11.9 \pm 2.5	11.8 \pm 1.8	9.8 \pm 0.3
CO ₂ (%)	11.8 \pm 0.7	13.8 \pm 8.6	29.4 \pm 10.4	27.3 \pm 21.1	18.3 \pm 3.7	16.7 \pm 44.1	68.2 \pm 27.9	44.7 \pm 0	35.1 \pm 3.2	24.4 \pm 2.1	60.5 \pm 5.2	43.8 \pm 9.1	43.2 \pm 6.7	35.9 \pm 0.9
CaCO ₃ (%)	26.9 \pm 1.6	31.4 \pm 19.6	67.1 \pm 23.6	62.1 \pm 0.9	41.6 \pm 2.8	38.2 \pm 10.8	91.8 \pm 28.8	77.2 \pm 0.1	79.7 \pm 7.4	55.4 \pm 4.8	97.5 \pm 9.2	90.4 \pm 19.1	91.7 \pm 15.1	80.5 \pm 2.2
Mean Size (µm)	37.7 \pm 2.6	106.3 \pm 295.7	223.4 \pm 66.5	65.4 \pm 48.9	35.6 \pm 95.8	38.7 \pm 13.3	47.9 \pm 9.1	24.2 \pm 22.3	56.1 \pm 27.2	26.5 \pm 35.2	173.5 \pm 11.6	99.1 \pm 36.8	162.2 \pm 28.9	87.9 \pm 7.1
Sand (%)	40.4 \pm 8.9	56.6 \pm 56.4	60.1 \pm 27.2	48.5 \pm 8.7	36.5 \pm 21.1	35.2 \pm 11.1	39.8 \pm 13.9	21.4 \pm 9.2	47.8 \pm 17.8	24.8 \pm 19.8	78.8 \pm 3.6	48.4 \pm 3.1	79.5 \pm 18.2	55.9 \pm 5.9
Mud (%)	59.5 \pm 8.9	45.3 \pm 56.3	39.9 \pm 27.2	51.4 \pm 8.7	64.8 \pm 21.1	59.1 \pm 11.1	60.2 \pm 13.9	78.5 \pm 12.1	52.1 \pm 19.8	75.2 \pm 23.9	21.2 \pm 3.6	51.6 \pm 5.9	20.5 \pm 18.2	42.1 \pm 5.9
Clay (%)	3.3 \pm 1.1	2.1 \pm 2.8	1.9 \pm 0.7	1.9 \pm 0.1	3.5 \pm 0.4	4.1 \pm 0.1	1.3 \pm 0.2	1.5 \pm 0.2	1.3 \pm 1.1	1.7 \pm 1.8	0.6 \pm 0.1	1.2 \pm 0.1	0.6 \pm 0.7	1.1 \pm 0.1
Fine Silt (%)	14.5 \pm 3.2	9.6 \pm 16.6	11.4 \pm 8.2	13.6 \pm 1.1	15.3 \pm 3.2	18.3 \pm 2.3	9.1 \pm 2.7	11.8 \pm 1.9	7.5 \pm 8.1	12.1 \pm 6.3	3.8 \pm 0.6	7.9 \pm 0.6	3.6 \pm 2.4	6.9 \pm 1.4

W – winter, S – summer, D – downstream, U – upstream

Tableau 6 : Mean values of ecological indices for vegetated and bare samples occupying two positions (downstream, upstream) in the four study sites in winter and summer. S - species richness, N - abundance per m², B - biomass per g AFDW m⁻², H' - Shannon-Wiener diversity index (log₂), J' - Pielou's evenness index. V - vegetated, B – bare

Sites	Loukkos Estuary		Merja Zerga lagoon				Sidi Moussa Lagoon				Oualidia Lagoon			
	Downstream		Downstream		Upstream		Downstream		Upstream		Downstream		Upstream	
	V	B	V	B	V	B	V	B	V	B	V	B	V	B
Winter														
S	8	8	19	14	14	9	29	12	22	21	25	24	22	20
N	1344.41	300	4252.75	1311.08	9458.33	6069.41	2352.75	1638.91	2808.33	3483.33	5205.58	1975	2352.75	533.33
B	12.58	0.25	210.16	31	244.5	62.58	60.92	61.58	17.66	7.75	16.08	44.42	90.92	49.83
H'	1.62	1.73	1.70	1.35	0.83	0.62	2.49	1.28	1.64	1.52	2.28	2.38	1.39	2.01
J'	0.78	0.83	0.58	0.51	0.31	0.28	0.74	0.52	0.53	0.50	0.71	0.75	0.45	0.67
Summer														
S	11	9	15	3	18	10	23	11	21	8	27	12	14	7
N	5672.25	2453.35	1213.91	22.25	5675	1005.58	5044.41	1963.91	8572.25	877.75	1836.08	630.58	13997.25	3191.66
B	17.25	21.58	19.33	1.92	44.08	7.92	20.5	4.92	24.92	13.83	13.92	3.5	12.67	4.33
H'	1.40	1.39	1.90	0.90	1.63	1.82	2.26	1.32	1.49	1.94	2.90	1.77	1.06	1.03
J'	0.59	0.63	0.70	0.82	0.57	0.79	0.72	0.55	0.49	0.94	0.88	0.71	0.40	0.53

Finally, univariate analyses did not show significant differences in abundance, Shannon's diversity index or Pielou's evenness index for either factor (site or habitat) in either season (Table 7).

Species richness ($\log_2 S$) and Shannon index (H'), plotted together in the DIMO diagram, showed different positions of study sites for both seasons (Figure 18). The two-dimensional representation revealed a type of evolution 2 "evenness type" in winter, reflecting richness and changing diversity between sampling sites, while the evenness remained almost constant. Downstream stations were closest to the evenness line. In summer, the pattern revealed by the sampling sites was a type 4 (i.e., non-type: all three parameters change). The DIMO revealed a noteworthy difference between the two habitats, with the vegetated stations richer and more diversified. This finding is much clearer in summer than in winter

Tableau 7 : Results of ANOVA testing for macrobenthic assemblages' differences in the total number of individuals (N), total number of taxa (S), biomass (B), Pielou's evenness index (J') and Shannon's diversity index (H') at the scales of site and habitat (presence/absence of *Z. noltei* seagrass). Significant effects are indicated in **bold**.

	Effect	df	S		N		B		H'		J'	
			F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
Winter	Site	3	7.579	0.018	2.001	0.215	10.063	0.009	3.612	0.084	2.212	0.187
	Habitat	1	4.018	0.091	2.1	0.197	10.656	0.017	0.005	0.942	0.321	0.591
	Site x Habitat	3	0.772	0.55	0.366	0.779	6.859	0.022	0.592	0.642	0.768	0.552
	Error	6										
	Total	13										
Summer	Site	3	1.052	0.435	0.443	0.73	1.337	0.347	0.193	0.897	0.139	0.932
	Habitat	1	11.413	0.014	3.213	0.123	6.531	0.043	0.538	0.49	0.632	0.456
	Site x Habitat	3	0.591	0.643	0.204	0.889	1.88	0.238	0.183	0.904	0.085	0.965
	Error	6										
	Total	13										

3.3. Spatial and seasonal patterns of benthic assemblages

In winter, no separation between habitats was observed in any of the sites (Figure 19). Vegetated habitats were more similar to those without *Z. noltei* beds, although the Loukkos-Merja Zerga samples were separated from the Sidi Moussa-Oualidia samples along the PCO1 (34.1%). This axis was negatively correlated with species richness ($r = -0.84$) and diversity index (H') ($r = -0.58$). A cluster analysis associated with a SIMPROF test individualized three benthic assemblages, and analysis of the data set by the ANOSIM routine revealed significant differences in species composition between the three assemblages (global $R = 0.823$; $p = 0.002$). SIMPER showed that the species contributing most to average similarity within group I (53.84 %) were the mollusks *Scrobicularia plana* da Costa, 1778 (11.38), *Cerastoderma edule* Linnaeus, 1758 (10.88) and *Ruditapes decussatus* Linnaeus, 1758 (5.43), the gastropod *Peringia ulvae* Pennant, 1777 (9.71) and the peracarids *Idotea chelipes* Pallas, 1766 (6.72) and *Microdeutopus chelifer* Spence Bate, 1862 (5.13). Group II (59.71%) was characterized by the presence of the polychaetes *Heteromastus filiformis* Claparède, 1864 (19.45), *Capitella capitata* Fabricius, 1780 (11.63) and *Hediste diversicolor* O.F. Müller, 1776 (7.49), the gastropod *Tritia pfeifferi* Philippi, 1844 (8.68) and the isopod *Cyathura carinata* Krøyer, 1847 (7.09). Group III (58.53%) was dominated by *P. ulvae* (19.64), *S. plana* (17.5), *H. diversicolor* (19.46) and *C. carinata* (19.46) (Table 8).

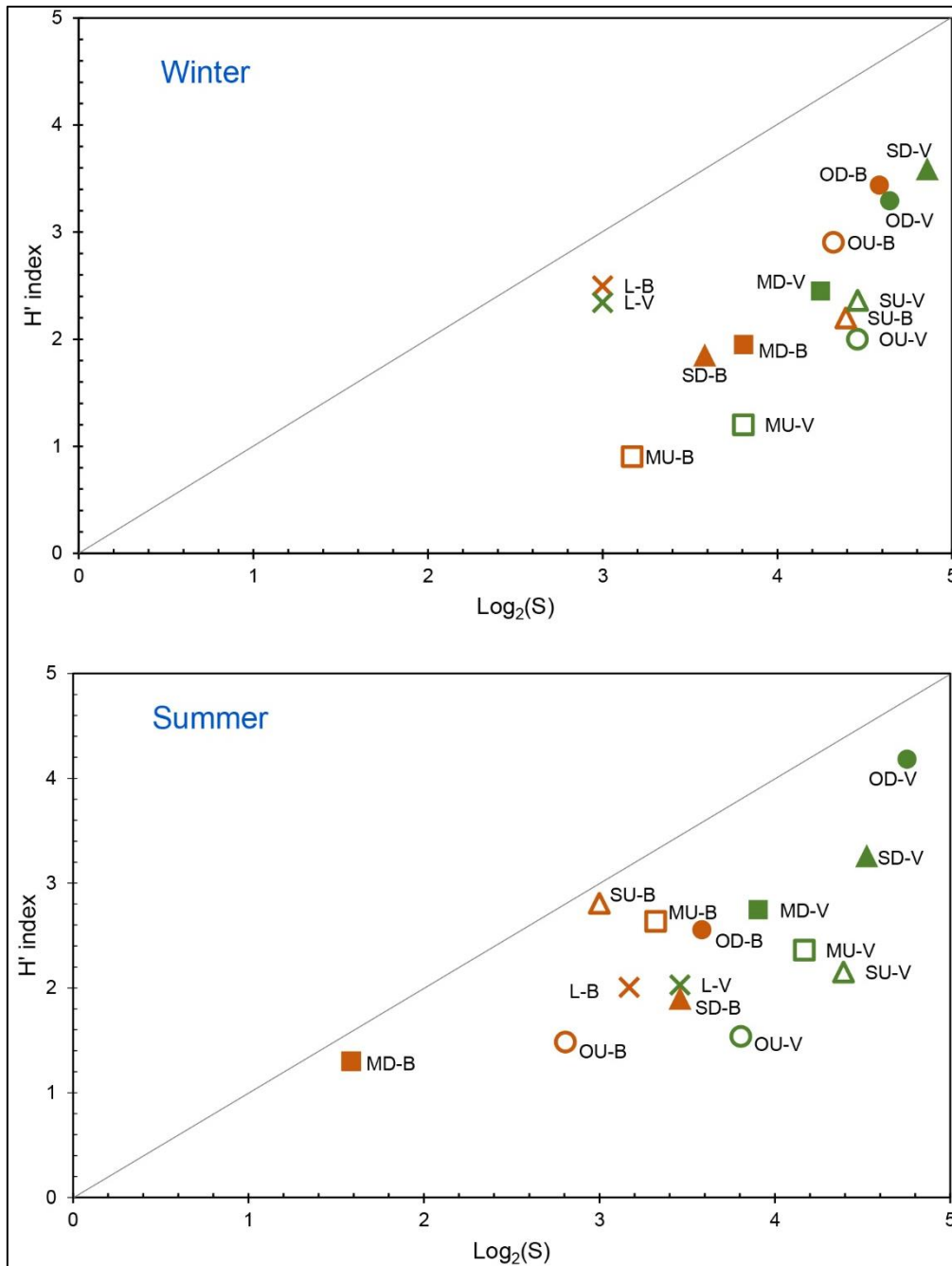


Figure 18 : Simultaneous representation of species richness $\text{Log}_2(S)$, Shannon-Wiener index (H') and Pielou's evenness (J') (= diagonal line) of the macrobenthic community in the sampled sites for both seasons with the DIMO model. Sites are marked: (\times Loukkos estuary, \blacksquare Merja Zerga, \blacktriangle Sidi Moussa, \bullet Oualida lagoon) and types of habitat are colored (V: green; B: brown)

In summer, the first two axes of the PCO analyses explained 50.4% of the total variation and the PCO plot clearly indicated a distinct pattern for the structure of the benthic communities between the “vegetated” and “unvegetated” habitats, except for the Loukkos samples (Fig. 19). Habitats where *Z. noltei* seagrass was present were clearly separated along the PCO1 axis (29.1%), which was positively correlated with specific richness ($r = 0.85$), diversity index (H') ($r = 0.54$) and total abundance ($r = 0.49$).

The similarity profile test (SIMPROF) identified two assemblages and two isolated sites. Analysis of the data set by the ANOSIM routine showed significant differences in species composition between the assemblages and the separate stations (global $R = 0.706$; $p = 0.001$).

The species responsible for groupings are shown in Table 8 (SIMPER analysis). The taxa having a major influence on similarity in group I (60.74%) were the mollusks *Abra tenuis* Montagu, 1803 (7.67), *P. ulvae* (7.73) and *Tritia reticulata* Linnaeus, 1758 (5.91), the polychaetes *Chone duneri* Malmgren, 1867 (7.03), *Diopatra sp.* Audouin & Milne Edwards, 1833 (6.89), *H. diversicolor* (5.91) and *H. filiformis* (6.81), and the isopod *I. chelipes* (5.91). In group II, the dominant taxa responsible for the similarities (54.5%) between sites were *P. ulvae* (22.62), *C. edule* (19.38) and *H. diversicolor* (12.85). Sites MD-B-S and OD-B-S were isolated from the two defined groups and characterized by low species abundance (Table 8).

For the winter season data, a permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) detected significant interaction between sites ($p_{\text{perm}} < 0.05$), but did not reveal any significant difference in marine assemblages between types of habitat ($p_{\text{perm}} > 0.05$) (Table 9).

In addition, significant differences in the structure of macrobenthic assemblages were detected between vegetated and unvegetated habitats and between sites in the summer ($p_{\text{perm}} < 0.05$). Also, all interactions between effects, including sites, were significant ($p_{\text{perm}} < 0.05$) in both seasons (Table 9). Pairwise comparison of assemblages for the term “site \times habitat” at the type-of-habitat level showed that the differences between seagrass and bare sediment samples were clearer at Sidi Moussa-Oualidia than Loukkos-Merja Zerga, and more pronounced in the summer season (Table 10).

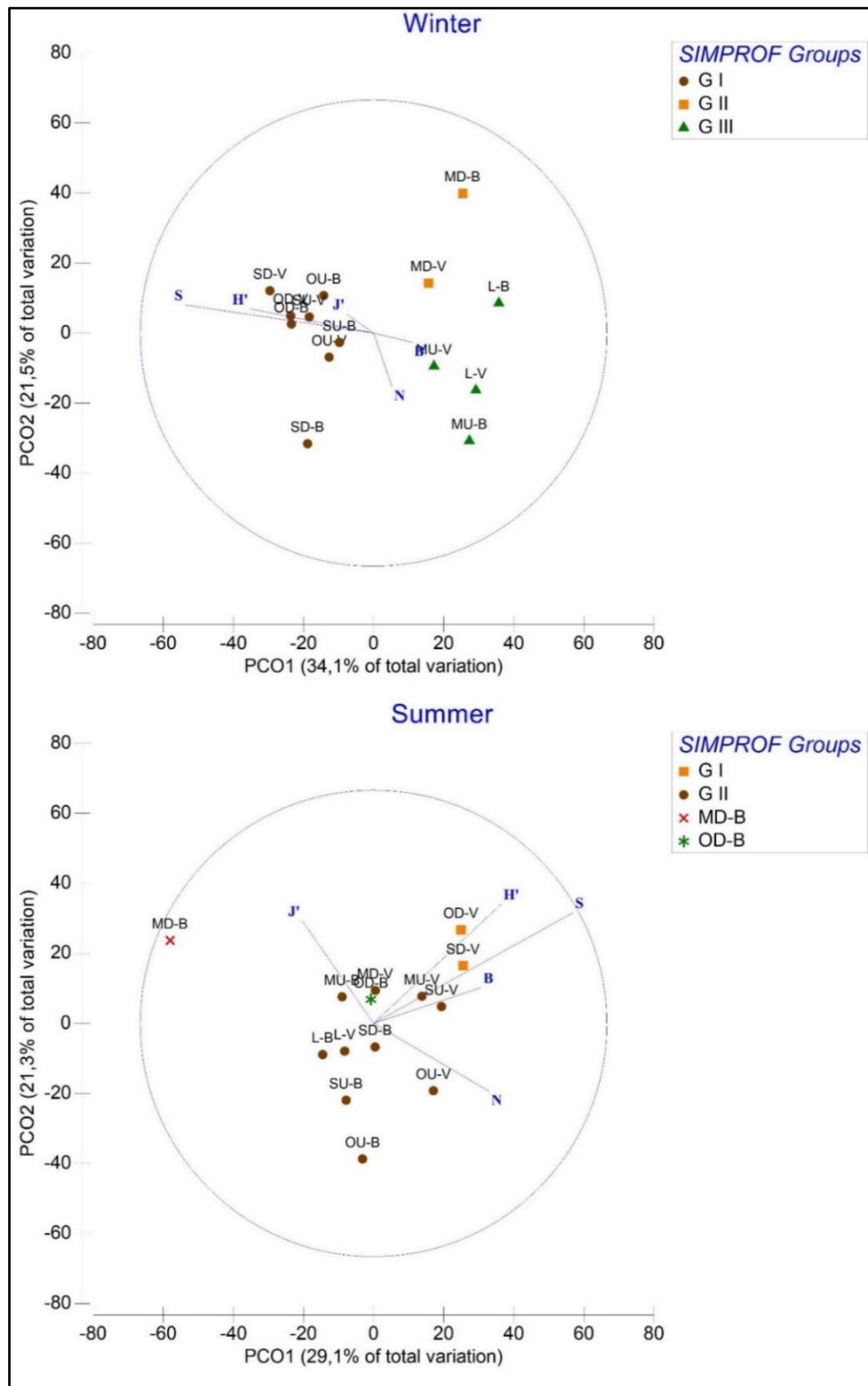


Figure 19 : Principal coordinate analysis (PCO) of benthic fauna, mean abundance data of sampled sites in the two seasons, for *Zostera noltei* habitat (V) and unvegetated flats (B). Attributes most associated with the PCO axes (Pearson correlations >0.2) are represented by vectors that overlap the PCO: mean abundance (N), mean species richness (S), Shannon-Wiener diversity index (H' , \log_2) and Pielou's evenness index (J').

Tableau 8 : Results of SIMPER analysis showing the average similarity between stations of the different benthic assemblages in the two seasons identified by the hierarchical ascendant classification analysis and the characteristic species of each benthic assemblage.

	Average similarity %				
	Winter			Summer	
	Group I	Group II	Group III	Group I	Group II
	53.84	59.71	58.53	60.74	54.5
Species Contribution %					
<i>Abra tenuis</i>				7.67	
<i>Capitella capitata</i>		11.63			
<i>Cerastoderma edule</i>	10.88				19.38
<i>Chone duneri</i>				7.03	
<i>Cyathura carinata</i>		7.09	19.46		
<i>Diopatra</i> sp.				6.89	
<i>Hediste diversicolor</i>		7.49	19.46	5.91	12.85
<i>Heteromastus filiformis</i>		19.45		6.81	
<i>Idotea chelipes</i>	6.72			5.91	
<i>Microdeutopus chelifer</i>	5.13				
<i>Peringia ulvae</i>	9.71		19.64	7.73	22.62
<i>Ruditapes decussatus</i>	5.43				
<i>Scrobicularia plana</i>	11.38		17.5		
<i>Tritia pfeifferi</i>		8.68			

Tableau 9 : Results of the multivariate permutational analysis (PERMANOVA) for benthic tested for winter and summer season considering “Site” (4 levels, random) and “habitat” (2 levels, fixed) factors. Analyses based on Bray–Curtis similarity matrixes from Fourth root transformed data, Df - degrees of freedom; MS - mean square; $p(\text{perm})$ = level of significance. Significant effects are indicated in **bold**

	Source of variation	df	MS	Pseudo-F	$p(\text{perm})$
Winter	Site	3	10099	6.4517	0.001
	Habitat	1	6241.8	1.743	0.107
	Site x Habitat	3	3374.6	2.1558	0.003
	Residual	34	1565.4		
	Total	41			
Summer	Site	3	7295.7	3.9927	0.0001
	Habitat	1	11294	2.4143	0.0301
	Site x Habitat	3	4376.5	2.3951	0.0002
	Residual	34	1827.3		
	Total	41			

Tableau 10: Multivariate pair-wise comparison of assemblages for the term $S_i \times H_a$. ‘t’ = PERMANOVA t statistic, $p(\text{perm})$ = level of significance. The significant values are indicated in **bold**

Habitat Season	Vegetated vs Bare	Vegetated vs Bare	
		Winter	Summer
Sites			
Loukkos	t	3.951	0.994
	$p(\text{perm})$	0.101	0.499
Merja Zerga	t	1.217	1.979
	$p(\text{perm})$	0.18	0.011
Sidi Moussa	t	1.798	1.832
	$p(\text{perm})$	0.013	0.021
Oualidia	t	1.72	2.314
	$p(\text{perm})$	0.024	0.002

3.4. Relationship between environmental variables and macrofauna community structure

The RELATE routine identified a significant relationship between macrofaunal abundance and environmental variables in winter ($Rho = 0.547$; $p = 0.008$). In contrast, there was no significant similarity between macrofaunal abundance and environmental variables in summer ($Rho = -0.028$; $p = 0.56$).

The sequential DistLM analysis indicated that in winter, the percentage of $CaCO_3$ and resistivity had a significant impact on the spatial distribution of benthic macrofauna ($p < 0.01$), which accounts for most of the total variation (42%). In addition, the best solution resulting from the DistLM analysis was found when using seven variables (percentage of $CaCO_3$, percentage of CO_2 , pH, resistivity, salinity, conductivity and total dissolved solids [TDS]) as predictors of benthic macrofauna composition, accounting for 76% of the total variability between samples (adjusted $R^2 = 0.76$) (Table 11). However, in summer, according to the DistLM results, the only significant parameter that explained the variation in benthic fauna was pH ($p < 0.05$), and the best solution obtained included five parameters (pH, conductivity, mud content, clay content and sand content) to account for 56% of the variation in the macrofaunal community (adjusted $R^2 = 0.56$) (Table 11).

For the winter data, the first two dbRDA axes captured 61% of the variability in the fitted model and 46.8% of the total variation in the data cloud (Fig. 20). The first dbRDA1 axis (33% of the total variation) correlated with the percentages of $CaCO_3$ ($r = 0.69$) and CO_2 ($r = 0.54$). The dbRDA2 axis represented 13.6% of the total variation and correlated strongly with resistivity ($r = 0.81$). For the summer data, the dbRDA plot showed that the first two axes represented 39.3% of the total variation (Fig. 20). The dbRDA1 axis (24% of the total variation) correlated negatively with pH ($r = -0.81$) and the second axis dbRDA2 (15.2% of the total variation) correlated with the percentage of clay ($r = 0.76$).

Tableau 11 : Results of sequential test of the multivariate regression analysis (DistLM). Environmental variables were analyzed individually (marginal test) and sequentially using a forward selection procedure (Adjusted R^2 = an information criterion). Significant ($p < 0.05$) values are indicated in bold.

Environmental Variables	Adjusted R^2	Pseudo-F	p -value	Cumulative Proportion
Winter				
CaCO ₃ (%)	0.205	4.359	0.001	0.266
Resistivity	0.315	2.916	0.003	0.420
pH	0.344	1.499	0.168	0.496
CO ₂ (%)	0.381	1.587	0.152	0.571
Salinity	0.441	1.969	0.101	0.656
Conductivity	0.479	1.599	0.183	0.719
TDS	0.491	1.159	0.326	0.765
Summer				
pH	0.070	1.971	0.046	0.141
Salinity	0.112	1.575	0.107	0.249
Mud (%)	0.162	1.655	0.117	0.355
Clay (%)	0.233	1.919	0.071	0.469
Sand (%)	0.289	1.709	0.128	0.562

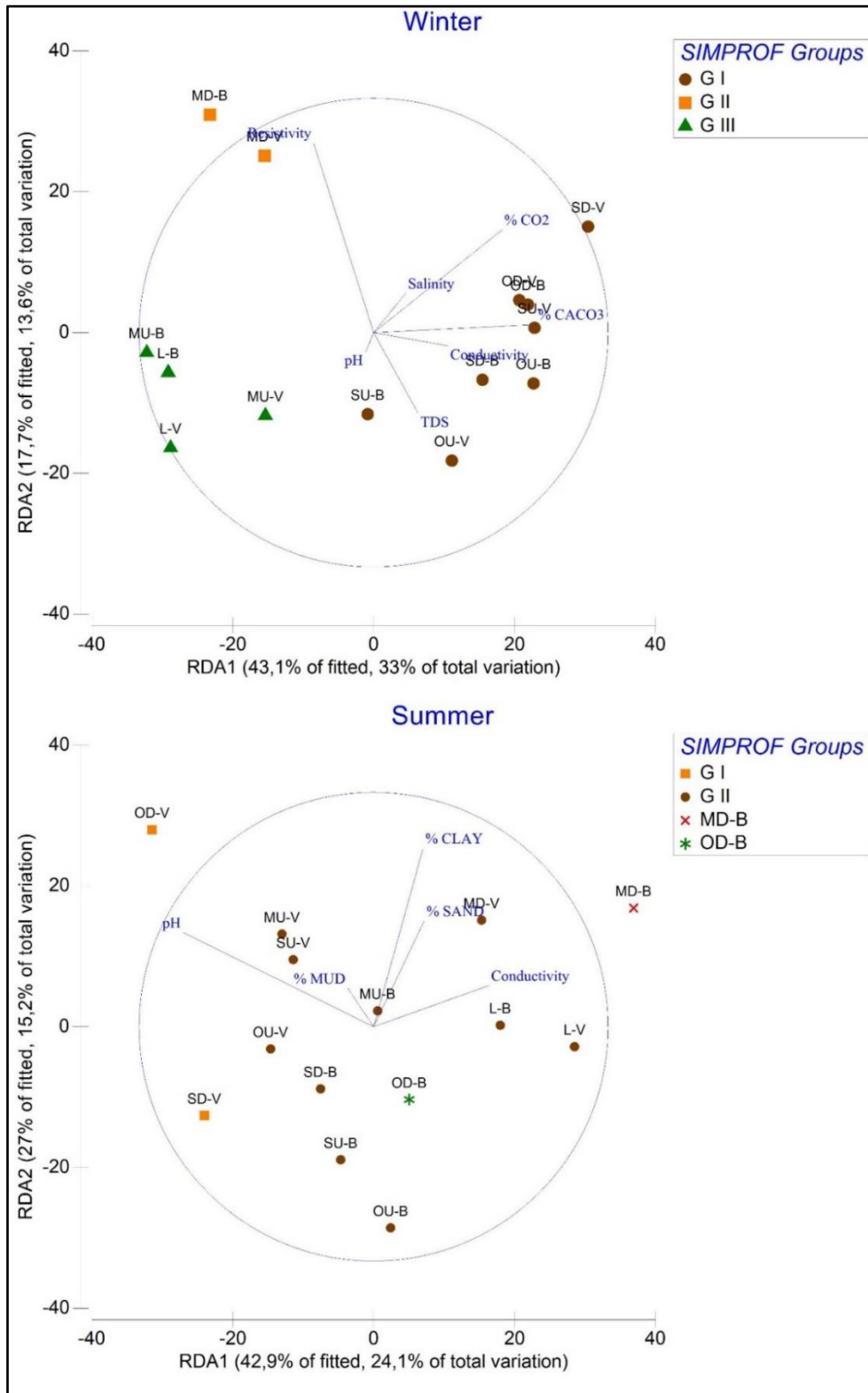


Figure 20: Two-dimensional distance-based redundancy analysis (dbRDA) ordination representing the model of spatial variation in macrofaunal community structure, related to the predictor variables selected by the best linear models based on distance (DistLM). Sites Loukkos (L); Merja Zerga (M); Sidi Moussa (S); Oualidia (O). Position: U (upstream); D (downstream).

4. Discussion

Understanding the spatial patterns and temporal dynamics of the structure and processes of biotic communities in relation to intrinsic factors and environmental forcing is a long-standing concern in ecology (Legendre, 1993). In SECS environments, benthic faunal communities are strongly influenced by habitat type (Zajac et al. 2003); the analysis of habitat preferences for macrofauna is therefore essential to understand how ecosystems function.

The presence of seagrass is considered a strong determinant of faunal diversity (Barnes et Barnes 2014). However, little research has been done to investigate the differences in benthic assemblages between vegetated and unvegetated substrates within SECSs (Magni et al. 2017). This study shows a higher abundance of macrofauna in the *Z. noltei* meadows than in the neighboring bare habitat and concurs with results obtained for other SECS systems (coastal embayment, marshes) (Edgar et al. 1994; Qiu et al. 2019). It has been linked to the complexity of the structural habitat and stability provided by the seagrass, food availability and the level of protection from predators (Connolly 1994; Olabarria et al. 1998; Whitfield 2017).

The macrozoobenthic taxa found at our study sites were predominantly mollusks and crustaceans, typical of lagoons and estuaries. However, variations in species diversity were observed between vegetated and bare habitats. The total number of taxa was higher in *Z. noltei* than in bare habitats at all locations. Additionally, species present in bare habitats were also found in vegetated samples. The macrofaunal biomass varied significantly across sites and had a significant positive relationship with the presence of seagrass in both seasons, summer and winter. This finding has been reported frequently (Fredriksen et al. 2010; Tu Do et al. 2011). Abundance (N), diversity (H') and evenness (J') did not differ between the two types of habitats in either season. The DIMO model application showed that the changes affecting the macrobenthic faunal structure were mostly due to the presence of *Z. noltei*. The vegetated samples were rich and well-structured notably in the summer season.

Multivariate analyses of benthic assemblage composition in winter showed 33% of the total variation observed in the assemblages, with the presence of species omnipresent in all samples, such as *P. ulvae*, *S. plana*, *C. carinata* and *H. diversicolor*. The high intersection between bare and vegetated habitats may also be due to the “edge effect” (Tanner, 2005). In terms of the composition of the assemblages in summer, the multivariate analysis revealed a higher total variation of 50.4%, showing a clear pattern in the benthic communities' structure between

vegetated and bare habitats. However, the PERMANOVA analysis detected that faunal assemblages changed within sites in both seasons. Factors such as type of habitat could have a seasonal effect on macrofauna distribution in all the study sites. Pairwise comparisons revealed that the presence of seagrass had a significant effect on the benthic assemblages at lower latitudes. According to the DistLM results, variations in sediment characteristics accounted for more of the variation in benthic fauna than other abiotic parameters within the systems studied. The carbon and calcium carbonate concentrations and clay percentage produced the greatest similarity between environmental and biotic data. This can be interpreted as evidence that the structure of the sediment and its composition is the driving factor for community composition in the four coastal systems. Previous studies found that soil hardness and content had a great influence on the distribution of macrobenthic communities (Adnitt et al. 2007; González-Ortegón et al. 2015).

Overall, our findings illustrate varying patterns of spatial difference between the two habitats, with distribution of the dominant benthic species more heterogeneous in vegetated areas than in bare sediment. Most notably, we have demonstrated that the structural complexity of the *Z. noltei* meadows habitat varies between seasons and increases greatly in summer when the seagrass is well developed. This demonstrates the complexity of *Z. noltei* meadows and provides new evidence of the significant role they have in SECSs as a structural species. The present study demonstrates in particular that *Z. noltei* has a strong impact on spatial variability in the complexity of ecological processes that have an effect on macrozoobenthic population distribution patterns across different spatial scales. Further studies focusing on the benthic macrofauna associated with the biome of seagrass meadows are needed to enhance our understanding of the functioning of this ecosystem and its significance in coastal areas.

5. Conclusion

Protecting marine habitats and the associated fauna is a major goal for ecosystem-based management. Therefore, understanding the spatial and temporal structure as well as the interrelationships between benthic communities and their underlying environmental drivers is vital (Silberberger et al. 2019). We have demonstrated here that *Z. noltei* seagrass beds are important for the macrobenthic communities present in northern Atlantic SECSs. The conservation of these seagrass species will contribute to the preservation of the wide coastal biodiversity and must be taken into consideration in any conservation and management project involving these ecosystems. However, other types of study are necessary to better understand the processes and dynamics of these habitats.

Chapitre 4 : Variation latitudinale des assemblages de la macrofaune benthique associée aux herbiers *de Zostera noltei* le long de la côte atlantique du Maroc

Ce chapitre a été traité sous forme d'un article publié dans la revue '**International Journal of Zoology**' indexée dans les bases de données 'Scopus' :

Oussama Bououarour, Soilam Boutoumit, Reda El Kamcha, Hocein Bazairi, "Latitudinal Variation into the Macrofaunal Assemblages Associated to *Zostera noltei* Seagrass along the Atlantic Coast of Morocco", International Journal of Zoology, vol. 2021, Article ID 9199654, 15 pages, 2021. <https://doi.org/10.1155/2021/9199654>

Résumé en français

Les recherches à grande échelle sur la faune benthique associée aux herbiers sont très importantes pour la conservation marine régionale future. Dans notre étude, nous avons examiné la variation spatiale de la structure de la communauté des macroinvertébrés benthiques collectés dans cinq habitats de *Zostera noltei* Hornemann, 1832 présents dans différentes localités allant des latitudes 23°N à 34°N le long de la côte atlantique du Maroc.

Un total de 17 320 individus a été rapporté comme appartenant à 96 taxons. Les descripteurs de la communauté écologique diffèrent significativement au niveau des sites. La richesse spécifique a montré un modèle significatif avec la latitude. Les analyses multivariées de la composition des assemblages ont montré 57% de la variation totale observée dans les assemblages benthiques, tandis que l'analyse PERMANOVA a confirmé que cette variation est significative au niveau de l'effet site. Selon les résultats de DistLM, les variations de la biomasses souterraines, et le pourcentage des vases, étaient les variables prédictives importantes expliquant cette variation à grande échelle des systèmes étudiés.

Cependant, ces modèles pourraient être liés à d'autres facteurs tels que l'hétérogénéité de l'habitat, les facteurs régionaux, biogéographiques et anthropiques. Le présent chapitre constitue la première tentative de recherche écologique à grande échelle des herbiers marins au Maroc et offre des données de base pour la planification de la conservation à grande échelle de la biodiversité dans les herbiers marins qui continuent de souffrir de multiples menaces d'origine humaine telles que les développements côtiers et le changement climatique.

Mots clés : Phanérogames marins, Systèmes côtiers semi-fermés, Variation latitudinale, Facteurs environnementaux.

Abstract:

Large-scale research on seagrass-associated benthic fauna is very important for future regional marine conservation. In our study, we investigated spatial variation in the community structure of benthic macroinvertebrates collected from five *Zostera noltei* Hornemann, 1832 beds present in different locations ranging from 23°N to 34°N along the Atlantic coast of Morocco. A total of 17,320 individuals were reported as belonging to 96 taxa. The ecological community descriptors differ significantly at the level of the site. Specific richness showed an inconsistent significant pattern with latitude. The multivariate analyses of the assemblage's composition showed a 57% of total variation observed in benthic assemblages, while the PERMANOVA analysis confirmed that this variation is significant at the level of the site. According to DistLM results, variations in belowground biomass, and percentage of mud, were the important predictor variables explaining this variation along the large scale of the studied systems. However, such patterns could be related to other factors such as habitat heterogeneity, regional, biogeographic and anthropogenic factors. The present study marked the first attempt on broad-scale ecological research of seagrass beds in Morocco and offers baseline data for planning the broad-scale conservation of biodiversity in seagrass beds that remain suffering from multiple human-induced threats such as coastal developments and climate change.

Keywords: Seagrass beds, Semi-enclosed coastal systems, Regional variation, Environmental drivers.

1. Introduction

Changes in the composition of communities or species assemblages have been and continue to be subject of intense interest. Anthropogenic pressures and the need for effective conservation planning have further inspired the study of diversity patterns and processes at regional and global scales (Margules et Pressey 2000). Ecologists have been interested in the global pattern of biodiversity for a long time (Piacenza et al. 2015), and the comprehension of the distribution of life on Earth is the major goal of ecology and biogeography (Sanmartín, 2006). The latitudinal diversity gradient (LDG) is one of the most outstanding ecological patterns on our planet. It is generally defined as an increase in species richness from the poles towards the equator and is a striking ecological pattern that has fascinated biologists over centuries (Kinlock et al. 2018). The main drivers behind the LDG are focused on theories that are broadly linked to the current climate, historical effects, and biome area (Svenning et Skov 2007, Hortal et al. 2011)

The latitudinal gradient of diversity is well defined in different taxonomic groups and many geographical regions (Boyero, 2002, Buckley et Jetz 2007). Whereas land diversity patterns and their predictors are known for numerous taxa (Gaston, 2000), our understanding of global marine diversity has been more limited, with recent findings revealing some striking contrasts to widely held terrestrial paradigms (Worm et al. 2005). Besides, the similarity of species composition is probable to decline with distance, because variations in environmental conditions generally upsurge with the distance between regions (Soininen et al. 2007).

Seagrass has a wide geographic distribution and presence, except in Antarctica, in many shallow coastal and oceanic waters around the world (Spalding et al. 2003); therefore, related population and community processes can be compared on a wide spatial scale (Duffy et al. 2015). They support abundant and generally well-known macrofauna, the density and diversity of which also surpass the existing in nearby bare sediment fields (Klumpp et Kwak 2005; Boström et al. 2006).

The existence of seagrass meadows in coastal ecosystems favors the establishment and preservation of a high diversity of species in benthic communities (De Montaudouin et Sauriau, 2000) which are suitable organisms to test latitudinal patterns as they respond very well to environmental changes and have a high diversity (Willig et al. 2003). Seagrass beds and associated invertebrates provide various valuable ecological services including coastal

conservation and erosion prevention, carbon sequestration, fisheries maintenance, water purification, and the supply of raw materials and food (Nakaoka et al. 2010). However, the quantitative estimation of population and community variables over broad spatial scales is lacking for seagrass-associated communities.

The dwarf eelgrass *Zostera noltei* Hornemann, 1832 is the dominant seagrass in the Atlantic semi-enclosed ecosystems (SECS) of Morocco. It is considered globally as one of the most important perennial seagrass species on intertidal mudflats (Brun et al. 2003b). It is widely distributed on the Atlantic, from Norway south to the Mauritanian coast, and present in the Mediterranean, the Black Sea, and even in the Caspian and Aral Sea (Larkum et al. 2006). The existence of *Z. noltei* no doubt contributes significantly to the biological, ecological, and environmental values of these SECS, which, are most included in the Ramsar List (Hammada, 2007).

At the same time, global seagrass beds are declining at a remarkable rate (Waycott et al. 2009). *Zostera noltei* is one of the few seagrass species that are adapted to the hard conditions of the intertidal habitat (Hemminga et Duarte 2000). However, in semi-enclosed coastal areas, this species is most susceptible to impacts resulting from climate change and anthropogenic stresses (Cabaço et al. 2012). Benthic species patterns have barely been investigated at once on the entirety of the Moroccan coastline (from 20°N to 35°N). Indeed, the existing studies had only a limited geographical scope (Merja Zerga lagoon, (Touhami et al. 2017); Oualidia Lagoon (El Asri et al. 2020); Khnifiss Lagoon, (Lefrere et al. 2015).

In this study, by comparing benthic assemblages in five semi-enclosed coastal systems along the Atlantic coast of Morocco, with consideration of the positions (downstream, upstream), we investigated whether there is a latitudinal pattern of benthic macrofauna associated with *Z. noltei* habitats of Moroccan SECS; then, we determined the main environmental factors that could drive to the patterns of distribution and diversity of benthic communities. We hypothesized that (1) specific diversity increases towards low latitude in Moroccan shores, and (2) that there is a variation in the benthic assemblages among sites and between seagrass positions.

2. Material and methods

2.1. Study sites

Benthic macrofauna associated with *Zostera noltei* beds were sampled from five SECS distributed along the Atlantic Moroccan coastline: four lagoons: (Merja Zerga, Sidi Moussa, Oualidia and Khnifiss) and one bay: (Dakhla) (Figure 21).

The Merja Zerga lagoon (34°47' N-6°13' W), is an elliptical shape lagoon with a depth from 0.50 to 1.50 m. It occupies an area of about 30 km² and it is largely influenced by tidal rhythms ranging of nearly 1.4 m (Bazairi et al. 2003). It is submitted to several pressures like cattle raising, artisanal fishing, shell-fishing, and tourism (Mhamdi Alaoui et al. 2010).

The Sidi Moussa lagoon (32°52' N-8°51' W) covers an area of 4.2 km² with a maximum depth of approximately 5 m, which decreases progressively towards the upstream part of the lagoon. The tidal regime is semi-diurnal with a tidal level varying between 2 and 4 m (Hilmi et al. 2000). In the lagoon, various activities, like traditional fishing and aquaculture have a considered impact (Maanan, 2008).

The Oualidia lagoon (34°47' N-6°13' W) covers over 7 km long and 1 km wide, with a mean depth of 2 m. It is characterized by a semi-diurnal tide and entrances ranging from 0.8 m to 3.6 (Hilmi et al. 2005). The lagoon is subject to various stressors related to fishing activities, aquaculture, and algae exploitation (Maanan et al. 2014).

The Khnifiss lagoon (28°02' N-12°13'W) is located at the southern coastal Sahara, it extends for about 20 km in length, 5 km width, and a maximum depth of 8.7 m (Beaubrun et al. 1988). The tidal regime is semi-diurnal, and it ranges between a minimum of 1.48 m downstream to a maximum of 2.54 m inside the lagoon. In the lagoon, few fishing activities are present (Idrissi et al. 2004).

The Dakhla Bay (23°35'N-15°50'W) extends over 37 km long and 12 km width and separated from the ocean on its south extremity through a wide 13 km pass (Hilmi et al. 2017). It is a mesotidal system ranging between 0.5–2.50 m and with a total depth of no more than 20 m. With the expansion of the harbor, navigation channel dredging, the bay has higher environmental and ecological concerns. (Saad et al. 2013).

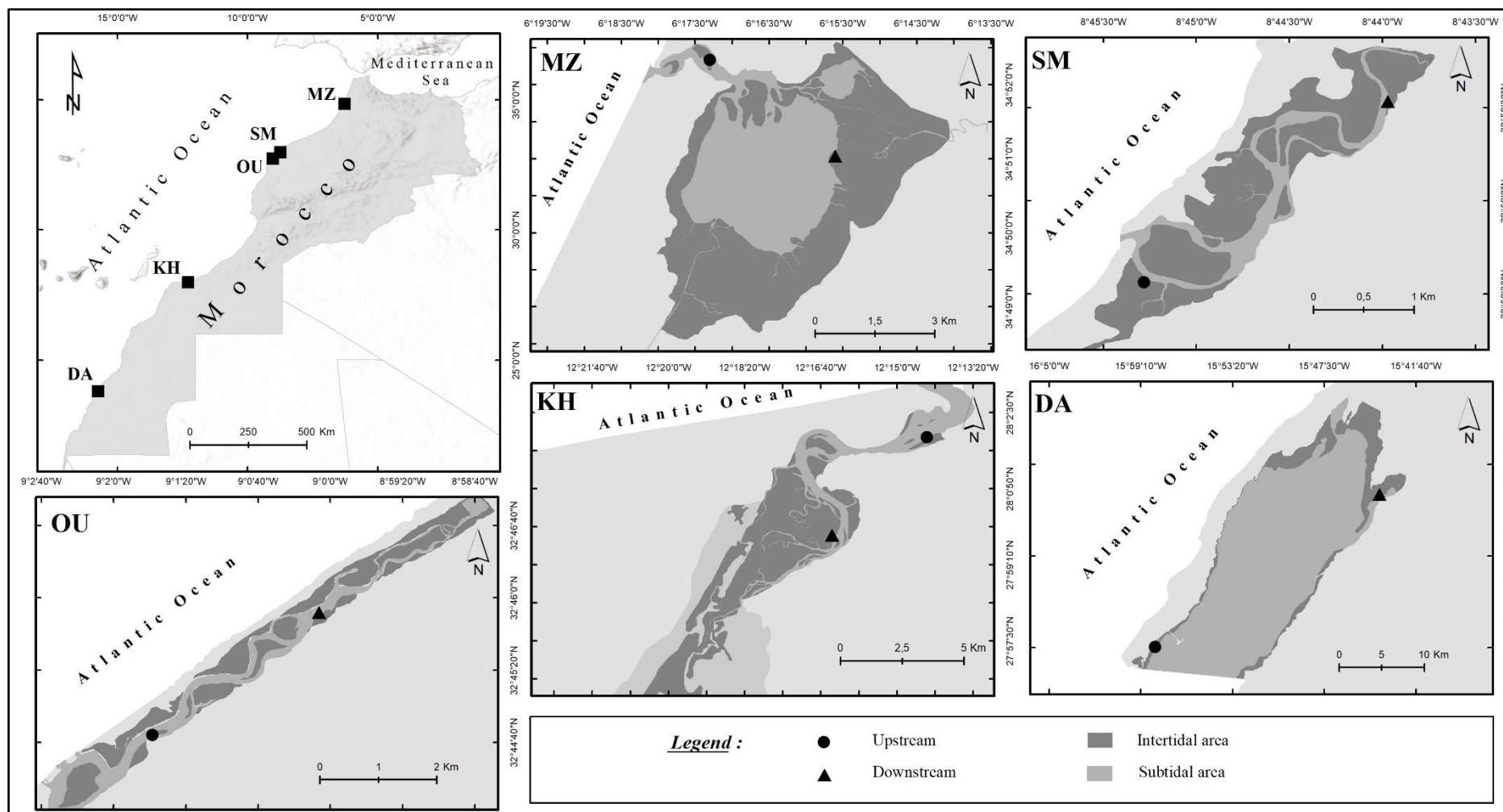


Figure 21: Map showing the location of the study sites across the Atlantic coast of Morocco. MZ: Merja Zerga lagoon; SM: Sidi Moussa Lagoon; OU: Oualidia lagoon, KH: Khnifiss lagoon and DA: Dakhla Bay.

2.2. Sampling and analysis

Two positions (upstream vs downstream) were prospected at low tide in the intertidal area of the five SECS at Winter 2014/2015. Macrobenthic sampling (three replicates per station) were performed using a PVC corer with a diameter of 12.5 cm to a depth of 20 cm. Samples were sieved using a mesh of 1 mm and then fixed and conserved formalin (4 %) with Rose Bengal for coloration.

Each sample of the macrofauna was associated with a sample of sediment collected for the determination of organic carbon and grain-size analyzes. The hydrological parameters (water temperature, pH, salinity) were also measured in situ using a HANNA portable multi-parameter. For *Z. noltei* meadows characterization, three replicates, using the same PVC corers as above, were sampled and were carefully rinsed on-site with seawater to remove remaining inorganic particles, and conserved in plastic bags until preparation for analysis.

Macrofauna was sorted, identified (to species level when possible), counted, and preserved in 70% ethanol. The scientific names and the systematic order of species were revised following WoRMS database (<http://marinespecies.org/>). Biomass (B) was determined following desiccation (48 h at 60°C) and calcination in the oven at 500°C for 3 h.

Sediment samples were used for the determination of the different fraction ratios (Wentworth, 1922). The grain size was measured using a laser granulometer (Malvern Mastersizer 2000) at LETG, UMR 6554, University of Nantes. Its complete distribution is then treated with the Gradistat[®] Excel package (Blott & Pye 2001; Pouzet & Maanan 2020).

To increase the precision of the organic matter estimation, a LECO[®] carbon analyzer estimates the CO₂ and CaCO₃ percentages after a 1400 °C dioxygen burning and a mineral decarbonizing with a sulfuric acid solution (Andrews et al. 2008; Michaelson et al. 2011).

Zostera noltei samples (n=3) were characterized by considering shoot density, aboveground biomass, and belowground biomass. Biomass samples were cleaned and separated into leaves, and belowground parts (roots and rhizomes). Samples were oven-dried at 60 °C until constant dry weight (DW).

Abundance (N: Ind./m²), number of species (S), Shannon- Wiener diversity index (H', log₂), and Pielou's evenness index (J') were calculated for each sample using The DIVERSE routine.

A two-way analysis of variance (ANOVA), according to the two-factor (site and position) design, was used to test the differences on S, N, B, H', and J' at different scales. Post-hoc pairwise multiple comparisons were performed using the Tukey test whenever interaction between effects showed significant differences ($p < 0.05$). Correlations between these ecological indicators with latitude were tested to determine their pattern along the large gradient.

Benthic faunal abundance data were averaged from the three replicates per station. After a fourth root transformation to down-weight the importance of high abundance species, similarities between sampling stations were calculated using a Bray-Curtis similarity coefficient and then interpreted with the SIMPROF similarity profile test. Environmental variables were $\log(x+1)$ transformed, normalized, and a resemblance matrix was created using Euclidean distance. Non-metric multidimensional scaling (MDS) of the abundance data was used to identify macrofaunal community structure (Clarke et Warwick 2001a). To visualize differences in overall community structure, Principal Coordinates Ordination (PCO), based on the Bray-Curtis dissimilarity matrix, was performed, as it is considered one of the most suitable visual complements to PERMANOVA output (Anderson et Willis 2003)., species that were correlated (Pearson $\rho > 0.5$) to samples ordination were represented as superimposed vectors in the PCO graph. Differences between sites and positions were tested with a two-way crossed PERMANOVA design was used, with the site (random factor, with six levels) and position (fixed factor, two levels) being used as factors in the design (Anderson et al. 2008). The SIMPER routine (cut-off 50%) was used to identify the species most contributing to the similarity of each identified assemblage and the dissimilarity among them (Clarke & Warwick 2001b).

Before all statistical analyses, the environmental data were evaluated by draftsman plots to determine collinearity. Tests for collinearity were conducted with no measured collinearity among the environmental parameters (all values < 0.95), and hence all variables were retained for possible inclusion in the model. We performed RELATE and a distance-based linear model permutation test (DistLM) to identify which set of environmental variables predicted the multivariate variation in macrofauna assemblages. The adjusted R^2 was used as a selection criterion to permit the fitting of the best explanatory environmental variables in the model. Euclidean distance was used as the resemblance measure in all DistLM procedures. Results were visualized using the graphical representation of the Distance-based redundancy analysis (dbRDA).

All the above-mentioned procedures were performed with the PRIMER 6 + PERMANOVA© software (software package from Plymouth Marine Laboratory, UK) (Clarke et Warwick 2001a; Anderson 2008), while the two-way ANOVA among benthic community structure indexes were carried out in Statistica software package (StatSoft Inc., 2011, version 10

3. Results

3.1. *Environmental variables*

Values of environmental parameters are shown in Table 12. The mean temperature is ranging from 14.06 to 21.38°C with a clear variation between upstream and downstream samples. pH values were different between sites in both positions with a variation among position areas. Salinity values present a significant variation beyond sites ranging from 16.25 to 39.75. The sediment composition revealed that the mud content is varying from 8.00 to 88.43 % in the sampling sites. Concentration of CO₂ and CaCO₃ showed a significant difference among sites ($p < 0.05$) with no difference between downstream and upstream samples.

For seagrass measurements, shoot density ranged from 2194.33 to 6249.8 shoots. m⁻² while aboveground biomass was varying between 56.4 to 146.1 g DW m⁻² and the belowground biomass was fluctuating from 22.8 to 223.9 g DW m⁻². All the seagrass parameters did not present significant difference at the level of position (Downstream / Upstream) ($p > 0.05$), while at the level of sites only the belowground biomass was significantly different ($p < 0.05$). Pearson correlation between latitude and all the above environmental variables revealed a significant relationship between temperature ($r = -0.672$), shoot density ($r = -0.716$) and belowground biomass ($r = -0.931$) (Table 13).

3.2. *Diversity and species composition*

This study identified a total of 17,320 individuals belonging to 96 benthic macroinvertebrates species. At the level of the phylum, the *Zostera noltei* beds in the sampled SECS were highly dominated by crustacean with 38 species, representing more than 38 % of the sampled macrofauna. The mollusks were composed of 24 species representing 33 % of the total of individuals followed by the polychaetes with nearly 25% of the abundance belonging to 27 species. The other phyla (platyhelminths, nemerteans, echinoderms, and cnidarians) were far less abundant with 3.18 % of the mean global abundance with only 7 species.

Specific richness reached maximum values in Dakhla downstream sample (DA-D) (31 ± 3.33) and the lowest mean abundance was recorded in Merja Zerga downstream site (MZ-D) (10.66 ± 1.11). Density ranged from 2361.11 ± 264.29 individuals per m^2 in Oualidia upstream samples (site OU-U) to 9463.88 ± 901.85 individuals per m^2 in Merja Zerga Downstream (site MZ-D). Biomass was greater in Merja Zerga upstream (MZ-U) with 244.5 ± 48.7 g AFDW m^{-2} while the lowest biomass values were noted in Khnifiss downstream samples (KH-D) (1.31 ± 0.1 g AFDW m^{-2}) (Table 14).

Specific richness (S), Abundance (N), Biomass (B), Shannon's diversity index (H'), and Pielou's evenness (J') were significantly different at the level of sites (Table 15). Post-hoc analyses showed that all these descriptors' values are increasing significantly from Merja Zerga lagoon to Dakhla Bay. However, at the level of position, the only descriptor that did not show a significant difference were the biomass. Interactions between the two effects showed significant differences at N, H' , and J' (Table 15). The mean species richness of benthic macrofauna from all the stations investigated in the present study decreased with latitude ($R = -0.76$ $p = 0.01$) (Figure 22). The other ecological descriptors did not show a significant correlation with latitude.

Tableau 12 : Average values of environmental variables recorded among the studies sites from two sampling position habitats.

Site	Merja Zerga lagoon		Sidi Moussa lagoon		Oualidia lagoon		Khnifiss lagoon		Dakhla bay	
Position	Downstream	Upstream	Downstream	Upstream	Downstream	Upstream	Downstream	Upstream	Downstream	Upstream
Latitude (N)	34.87	34.85	32.97	32.99	32.74	32.76	28.07	28.08	23.81	23.66
Water parameters										
Temperature (°C)	14.06	16.22	15.58	17.38	15.48	16.31	21.38	17.09	20.74	16.93
pH	8.91	9.43	8.77	8.03	8.22	8.60	8.79	7.81	7.84	8.25
Salinity	16.25	18.86	29.66	24.34	34.22	29.48	36.26	39.75	39.44	27.02
Sediment parameters										
Mud fraction (%)	79.81	70.72	68.01	88.43	15.03	66.46	65.30	81.80	8.00	19.70
CO ₂ (%)	35.53 ± 0.31	34.63 ± 2.48	75.4 ± 4.13	46.53 ± 6.55	99.43 ± 0.31	64.46 ± 8.62	50.83 ± 21.77	89.43 ± 13.22	46.03 ± 7.04	17.43 ± 1.17
CaCO ₃ (%)	80.86 ± 0.68	78.76 ± 5.57	98.13 ± 0.22	92.4 ± 5.93	99.43 ± 0.31	97.63 ± 0.37	85.1 ± 8.93	98.83 ± 0.68	94.16 ± 2.17	39.73 ± 2.71
Seagrass metrics										
Shoot density (shoot. m ⁻²)	2194.33 ± 184.8	3388.6 ± 425.7	2944 ± 907.3	5027.3 ± 1592.4	4929.6 ± 1380.2	2944 ± 1240.6	3462.7 ± 253.1	4620.2 ± 283.9	5425.8 ± 2938.2	6249.8 ± 444.2
Aboveground biomass (g DW m ⁻²)	67.8 ± 22.7	75.7 ± 6.3	94.3 ± 17.6	146.1 ± 39.2	94.5 ± 43.7	87.1 ± 21.9	81.6 ± 15.4	56.4 ± 7.1	87.5 ± 36.7	77.1 ± 7.3
Belowground biomass (g DW m ⁻²)	46.8 ± 11.1	43.4 ± 16.7	38.5 ± 16.1	34.3 ± 11.2	22.8 ± 3.3	31.3 ± 2.2	96.9 ± 8.5	86.9 ± 6.76	233.8 ± 53.8	223.9 ± 29.8

Tableau 13 : Pearson's correlation coefficients(r) for the relationships between latitude and each of the environmental variables used for this study.

	Correlation with latitude
Temperature (°C)	- 0.672
pH	0.598
Salinity	-0.631
Mud (%)	0.601
CO ₂ (%)	0.222
CaCO ₃ (%)	0.404
Shoot density (shoot. m ⁻²)	-0.716
Aboveground biomass (g DW m ⁻²)	0.218
Belowground biomass (g DW m ⁻²)	-0.931

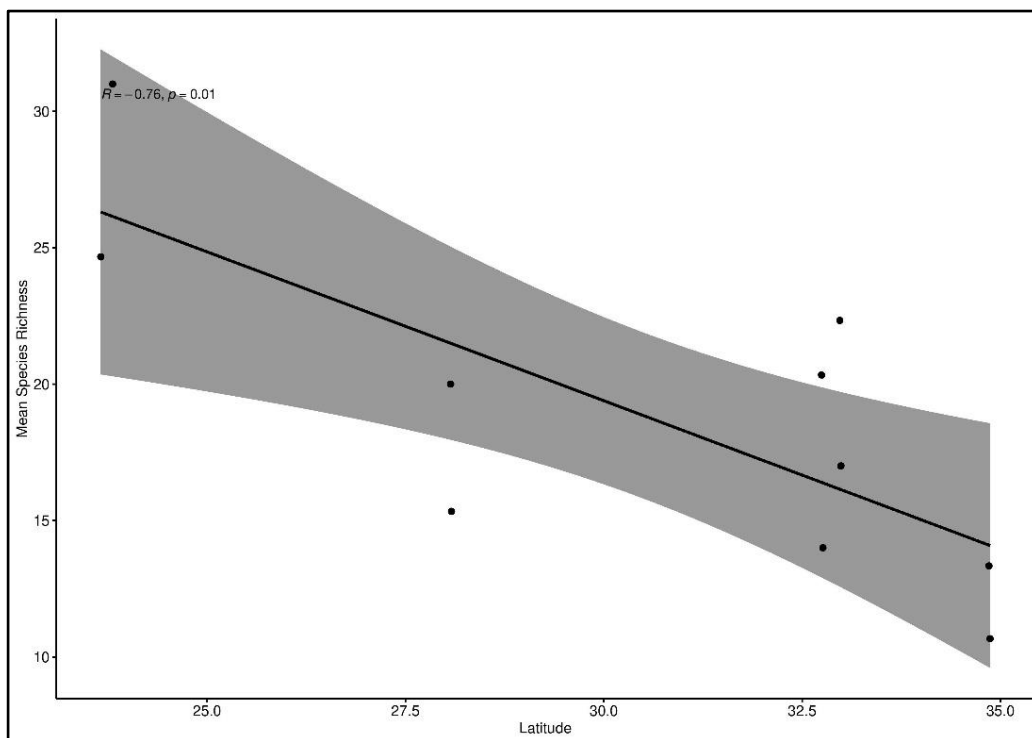


Figure 22: Pearson's correlation analyses of mean species richness of *Z. noltei* beds present in the sampled sites with latitude. Samples were collected from downstream and upstream stations of five semi-enclosed coastal ecosystems along the Atlantic coast of Morocco. Grey shaded area 95% confidence intervals of best-fit lines

Tableau 14 : Mean values of ecological indices for samples occupying two positions (downstream, upstream) in the five study sites.

Sites	Merja Zerga lagoon		Sidi Moussa lagoon		Oualidia lagoon		Khnifiss lagoon		Dakhla bay	
Position	Downstream	Upstream	Downstream	Upstream	Downstream	Upstream	Downstream	Upstream	Downstream	Upstream
S	10.66 ± 1.11	13.33 ± 3.11	22.33 ± 2.88	17 ± 2	20.33 ± 1.11	14 ± 1.33	15.33 ± 2.44	20 ± 0.66	24.67 ± 1.55	31 ± 3.33
N	9463.88 ± 901.85	4244.44 ± 498.14	2427.77 ± 809.25	2477.77 ± 759.25	5038.88 ± 431.48	2361.11 ± 246.29	3388.88 ± 431.48	4625 ± 883.33	7263.88 ± 298.14	6819.44 ± 418.5
B	210.2 ± 158.55	244.54 ± 48.72	16.06 ± 11.24	90.83 ± 25.21	60.81 ± 35.28	17.65 ± 6.77	1.31 ± 0.17	3.49 ± 0.52	45.46 ± 1.02	11.98 ± 3.01
H'	1.179 ± 0.28	1.99 ± 0.69	3.33 ± 0.22	2.81 ± 0.29	3.13 ± 0.04	1.88 ± 0.11	2.55 ± 0.19	3.18 ± 0.15	2.76 ± 0.22	3.87 ± 0.12
J'	0.34 ± 0.07	0.52 ± 0.14	0.74 ± 0.05	0.69 ± 0.07	0.72 ± 0.02	0.49 ± 0.05	0.64 ± 0.02	0.73 ± 0.03	0.59 ± 0.03	0.78 ± 0.01

S - species richness, *N* - abundance per m², *B* - biomass per g AFDW m⁻², *H'* - Shannon-Wiener diversity index (log2), *J'* - Pielou's evenness index.

Tableau 15 : Results of two-way ANOVA testing for macrobenthic assemblages' differences in the total number of individuals (N), total number of taxa (S), biomass (B), Pielou's evenness index (J') and Shannon's diversity index (H') at the scales of Site and Position (Downstream-Upstream) with post-hoc pairwise multiple comparisons (Tukey test) among the studied sites.

	Df	S		N		B		H'		J'	
		F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
Site	4	22.33	0.001	36.69	0.001	9.45	0.001	16.97	0.001	10.93	0.001
Position	1	13.48	0.001	33.01	0.001	0.55	0.465	13.41	0.001	5.39	0.031
Site x Position	4	2.42	0.081	11.72	0.001	0.57	0.682	6.22	0.002	5.01	0.005
Error	20										
Total	29										
Tukey's HSD for Si x Po											
In term of 'Position' effect											
	D	MZ ≠ SM ≠ OU = KH = DA				MZ ≠ SM = OU = KH = DA				MZ ≠ SM = OU = KH = DA	
	U	MZ = SM = OU = KH ≠ DA				MZ = SM = OU = KH = DA				MZ = SM = OU = KH = DA	

The significant effects are indicated in bold.

3.3. Latitudinal patterns of benthic assemblages

PERMANOVA analysis showed significant and independent differences in the structure of macrofauna for Site ($p_{perm} < 0.05$) while there was no significant difference in term of position ($p_{perm} > 0.05$). The interaction between effects was significant ($p_{perm} = 0.0001$) (Table 16).

The SIMPROF procedure based on the abundance data revealed four groups (G1 to G4). Group 1 clustering Merja Zerga samples. Group 2 comprising samples of Sidi-Moussa-Oualidia lagoons complex. Group 3 includes stations located in Khnifiss lagoon and finally, Group 4 is related to samples of Dakhla bay.

SIMPER analysis showed that the species contributing the most to the average similarity within the group I (60.51%) were the two mollusks *Peringia ulvae* Pennant, 1777 and *Scrobicularia plana* da Costa, 1778, the polychaete *Heteromastus filiformis* Claparède, 1864, and the isopod *Idotea chelipes* Pallas, 1766, the second group II (56.36 % of average similarity) is characterized by the presence of the gastropod *P. ulvae*, three bivalves (*Cerastoderma edule* Linnaeus, 1758, *S. plana*, *Abra tenuis* Montagu, 1803), the crustaceans *I. chelipes* and *Microdeutopus chelifer* Spence Bate, 1862, the polychaete *H. filiformis* and the cnidarian *Actinia equina* Linnaeus, 1758. Group III (63.52% of average similarity) is dominated mainly by crustacean species, two isopods (*Cyathura carinata* Krøyer, 1847, *I. chelipes*) and two amphipods (*Lysianassa ceratina* Walker, 1889, *Melita palmata* Montagu, 1804 with the contribution of the polychaetes (*Cirriformia tentaculata* Montagu, 1808, *Aphelochaeta* sp. Blake, 1991 and *Diopatra* sp. Audouin & Milne Edwards, 1833). The last group IV was defined by four crustaceans (*C. carinata*, *I. chelipes*, *M. chelifer* and *Urothoe elegans* Spence Bate, 1857) and five polychaetes (*Euclymene palermitana* Grube, 1840, *H. diversicolor*, *Scoloplos armiger* Müller, 1776, *Nicomache (Loxochona) trispinata* Arwidsson, 1906 and *H. filiformis* (Table 17).

Tableau 16: Results of the multivariate permutational analysis (PERMANOVA) for benthic assemblages considering Site” (5 levels, random) and “position” (2 levels, fixed) factors. Analyses based on Bray–Curtis similarity matrixes from Fourth root transformed data, Df = degrees of freedom; MS = mean square; p (perm) = level of significance.

Source	df	MS	Pseudo-F	p (perm)
Site	4	10809	18.702	0.001
Position	1	5246.4	1.1611	0.367
Site x Position	4	4518.3	7.8178	0.001
Residual	20	577.94		
Total	29			

Pairwise comparisons for the term *Si x Po*

For pairs of levels of 'Site' Within level of 'Position'

D **MZ ≠ SM = OU ≠ KH ≠ DA**

U MZ ≠ SM ≠ OU ≠ KH ≠ DA

The significant values are indicated in bold

The dissimilarity between group I and the other groups (G II, 56.86%; G III, 79.33%, and G IV 76.03%), was mainly due to the dominance of the gastropod *P. ulvae* and the amphipod *M. chelifer*. The main responsible taxa of dissimilarity of Group II with other groups were *A. tenuis*, *C. edule*, *C. carinata*, *M. palmata*, and *Ampithoe ferox* Chevreux, 1901. The species *Leucothoe richiardii* Lesson, 1865, *Aphelochaeta* sp. and *Terebella lapidaria* Linnaeus, 1767 are the main contributors in the dissimilarity of group III with the other groups. Likewise, the dissimilarity contributing taxa between group IV and the other assemblages were the crustaceans *Ampelisca gibba* G.O. Sars, 1883, *Apseudes* sp. Leach, 1814, *Caprella acanthifera* Leach, 1814, and *U. elegans*, with *N. trispinata*, and *S. armiger* (Table 18).

The first two axes of the PCO analyses explained 57% of total variation and the PCO plot indicated a distinct pattern of the benthic communities' structure between the “northern” and the “southern” site's samples (Figure 23). They were clearly separated along PCO₁ axis (37.4%) which is negatively correlated with *C. tentaculata* (r= -0.83), *Chone duneri* Malmgren, 1867

($r = -0.72$), *Ampithoe ramondi* Audouin, 1826 ($r = -0.91$) and *A. gibba* ($r = -0.64$) and correlated positively with *A. tenuis* (0.68). While PCO₂ axis (19.6% of total of variation) is separating between-group in both regions is negatively correlated positively with *Bittium reticulatum* da Costa, 1778 ($r = 0.61$), *Capitella capitata* Fabricius, 1780 ($r = 0.66$), *A. gibba* ($r = 0.67$), *Apseudes* sp. ($r = 0.63$) and negatively with *Aphelochaeta* sp. ($r = -0.72$).

Tableau 17: Results of SIMPER analysis showing the average similarity within the different benthic assemblages. Assemblages were identified by the hierarchical ascendant classification analysis and the characteristic species of each benthic assemblage.

Groups	G I	G II	G III	G IV
Average similarity (%)	60.51	56.36	63.52	53.11
Species Contribution %				
<i>Abra tenuis</i>		6.89		
<i>Actinia equina</i>		6.60		
<i>Aphelochaeta</i> sp.			6.53	
<i>Cerastoderma edule</i>		7.09		
<i>Cirriformia tentaculata</i>			8.35	
<i>Cyathura carinata</i>			10.48	5.64
<i>Diopatra</i> sp.			6.35	
<i>Euclymene palermitana</i>				7.16
<i>Hediste diversicolor</i>				5.79
<i>Heteromastus filiformis</i>	13.08	2.75		5.10
<i>Idotea chelipes</i>	10.70	7.64	7.23	5.37
<i>Lysianassa ceratina</i>			7.97	
<i>Melita palmata</i>			6.41	
<i>Microdeutopus chelifer</i>		1.91		5.61
<i>Nicomache (Loxochona) trispinata</i>				5.37
<i>Peringia ulvae</i>	17.60	8.83		
<i>Scoloplos armiger</i>				5.48
<i>Scrobicularia plana</i>	13.77	6.96		
<i>Urothoe elegans</i>				5.44

Tableau 18 : Results of SIMPER analysis showing the average dissimilarity between the different benthic assemblages. Assemblages were identified by the hierarchical ascendant classification analysis and the species contributing in the dissimilarity of each benthic assemblage (cut-off 50 %).

Groups	G I & G II	G I & G III	G I & G IV	G II & G III	G II & G IV	G III & G IV
Average dissimilarity (%)	56.86	73.22	76.03	67.04	72.71	66.01
Species Contribution %						
<i>Abra tenuis</i>	3.60			3.87	2.78	
<i>Actinia equina</i>	4.23		3.09	2.36		2.60
<i>Ampelisca gibba</i>			3.02		2.86	3.12
<i>Amphitoe ramondi</i>			2.78		2.62	
<i>Ampithoe ferox</i>	3.76			2.78	2.03	
<i>Aphelochaeta</i> sp.		3.81		3.66		2.87
<i>Apseudes latreillii</i>					1.51	
<i>Apseudes</i> sp.			2.54		2.42	2.64
<i>Bittium reticulatum</i>	2.15					
<i>Caprella acanthifera</i>			3.49		3.27	3.57
<i>Caprella takeuchii</i>					1.65	1.80
<i>Cerastoderma edule</i>	3.12			2.49	1.73	
<i>Chone duneri</i>			1.91		1.57	1.67
<i>Cirriformia tentaculata</i>		4.38		4.21	1.54	
<i>Clibanarius erythropus</i>	2.49					
<i>Cyathura carinata</i>	3.88			4.78	2.23	
<i>Diopatra</i> sp.		4.13	3.23	3.97	3.06	
<i>Dynamene</i> sp.					1.53	
<i>Euclymene palermitana</i>	3.13		3.59	2.32	1.71	3.71
<i>Hediste diversicolor</i>						
<i>Heteromastus filiformis</i>	3.70	5.19		2.26		2.40
<i>Lysianassa ceratina</i>	3.05	4.65			1.62	3.51
<i>Lekanesphaera rugicauda</i>	3.56		1.98			
<i>Leucothoe richiardii</i>		2.92		2.79		2.17
<i>Loripes orbiculatus</i>			1.85			
<i>Lagis koreni</i>	2.69					
<i>Melita palmata</i>	2.58			2.23	1.64	1.68
<i>Microdeutopus chelifera</i>	4.51	3.62	3.38		1.56	
<i>Nicomache (Loxochona) trispinata</i>			2.72		2.57	2.80
<i>Ophiura</i> sp.		2.95	1.81			
<i>Peringia ulvae</i>	4.46	8.39	6.10	4.98	3.55	
<i>Sabella</i> spp.				2.43		1.91
<i>Scoloplos armiger</i>			2.36		2.35	3.06
<i>Scrobicularia plana</i>		2.80	3.81		2.56	1.84
<i>Tanais dulongii</i>		2.72				2.05
<i>Terebella lapidaria</i>		5.18		4.95		2.87
<i>Tritia pfeifferi</i>						1.68
<i>Urothoe elegans</i>			3.06		2.89	3.16

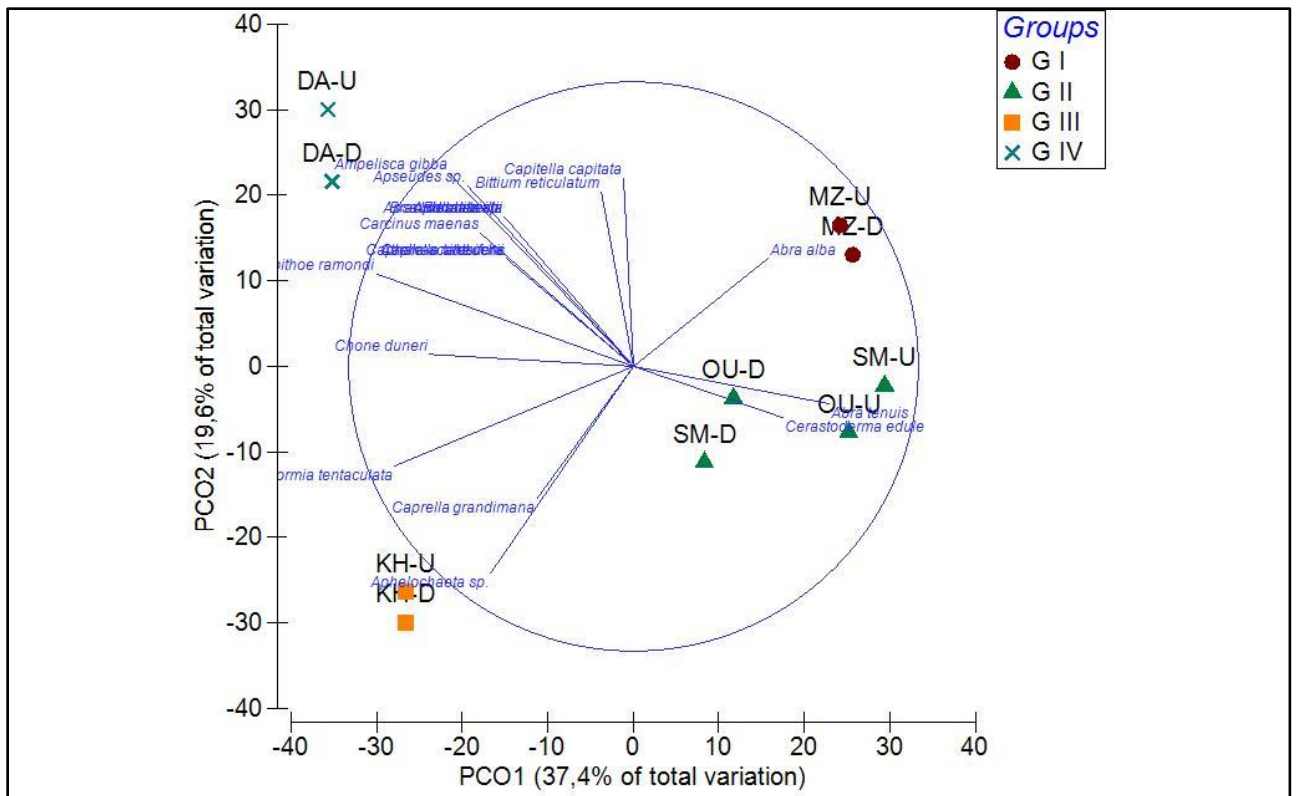


Figure 23 : Principal coordinates analysis (PCO) of benthic fauna mean abundance data of sampled sites. Attributes that were most associated to the PCO axes (Person correlations > 0.3) are represented by vectors that overlap the PCO.

3.4. Relationship between environmental and biological data

The sequential DistLM analysis showed that the belowground biomass of the seagrass, the salinity, and the percentage of mud fraction in the sediment had a significant correlation on the latitudinal distribution of benthic assemblages ($p < 0.01$), explaining the greatest proportion (63%). However, the best solution provided through the DistLM analysis was found when using five variables (salinity, temperature, percentage of mud, the above-ground and below-ground biomasses) as environmental predictors of benthic macrofauna composition, explaining 78% of the total variability between samples (Table 19). The first two dbRDA axes captured 69.8% of the variability in the fitted model and 54.6% of the total variation in the data cloud (Figure. 24). The first dbRDA1 axis (36% of the total variation) is correlated with below ground biomass ($r = -0.71$) and % salinity ($r = -0.46$). The dbRDA2 axis represents 18.6 % of the total variation and correlated strongly with the percentage of mud ($r = -0.61$) and salinity ($r = -0.6$) (Figure 24).

Tableau 19 : Results of sequential test of the multivariate regression analysis (DistLM). Environmental variables were analyzed individually (marginal test) and sequentially using a forward selection procedure (Adjusted $R^2 =$ an information criterion). Significant ($p < 0.05$) values are indicated in **bold**.

Variable	Pseudo-F	P value	Proportion	Cumulative Proportion
Belowground biomass	3.8336	0.0004	0.3239	0.3237
Salinity	2.6418	0.0083	0.1852	0.5092
Percentage of mud	2.068	0.0474	0.1258	0.6350
Aboveground biomass	1.2697	0.2882	0.0739	0.7089
Temperature	1.3613	0.2605	0.0739	0.7828

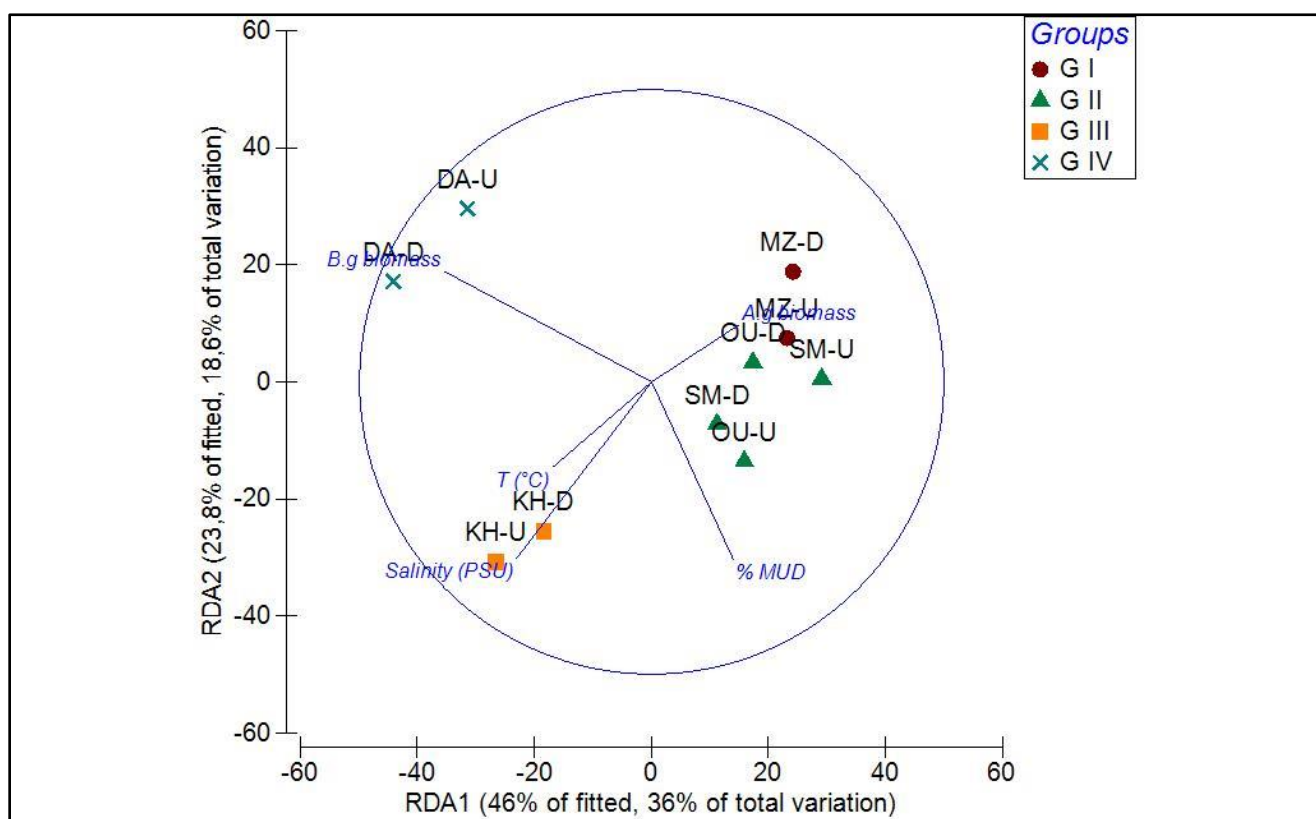


Figure 24 : Two-dimensional distance-based redundancy analysis (dbRDA) ordination representing the model of spatial variation in macrofaunal community structure related to the predictor variables selected through the best linear models based on distance (DistLM).

4. Discussion

Latitudinal diversity gradient, peaking in the tropics and decline near the poles, forms the most remarkable large-scale biotic pattern common for both marine and terrestrial systems. Several studies conducted at the regional scale (1000s of km) have reported a significant change in benthic communities along a latitudinal scale (Thrush et al. 2006; Walker 2012). These changes refer mostly to major effects, such as the proximity of upwellings, variation in water temperature, and the anthropic disturbances (Blanchette et al. 2008, Freestone et Osman, 2011).

Previously, latitudinal comparisons of benthic community structure consider literature reviews and qualitative work (Miloslavich et al. 2011). The insufficiency of existing quantitative baselines on this scale limits our ability to assess if changes in these habitats are varying naturally or a result of anthropogenic influence or a mixture of both. Boutoumit et al. (2021) found no relationship between latitude and species richness and taxonomic diversity by compiling checklist data considering 12 SECSs along the Moroccan coast, which include our studied sites. Our work provides a structured quantitative characterization of *Zostera noltei* beds in the semi-enclosed benthic ecosystems on the Atlantic coast of Morocco.

This study revealed diverse benthic macrofauna for the *Zostera noltei* beds with overall 96 species, crustaceans had the highest abundance compared to the other benthic fauna such as mollusks and annelids. This finding was in line with the results of a study conducted by Tanner (2005), which stated that crustaceans were the most abundant group of fauna living in seagrass ecosystems. Comparison of mean species richness with previous studies was difficult because of variance of the sampling design (core-dimensions, number of replicates, and number of selected sites). However, given the number of sampling size used in this analysis, the *Z. noltei* beds of our studied sites (96) were less than those recorded on the same ecosystem in the Kneiss Islands, Tunisia (148) and Arcachon Bay, France (117) (Mosbahi et al. 2017). The less diverse *Z. noltei* beds reported in the different studies where the seagrass is annual (Reise et al. 1994) or shows large annual fluctuations due to the grazing pressure by migrating seabirds (Table 20).

The macrofaunal diversity appears to be the more significant structural parameter varying across the sites (Dornelas et al. 2014) and is the most elementary parameter employed by studies examining the large scale variation of biodiversity, and frequently reveals a linear relationship with latitude (Clarke et Lidgard 2000; Roy et Valentine 2000). Our results state that the species richness of benthic communities associated with *Z. noltei* was highly variable across the study

sites. These results agree with many existing macroecological studies that showed that richness overall decreased with increasing latitude (e.g., Bonada et al. 2007).

The multivariate analyses of assemblage's composition showed a 57% of total variation observed in benthic assemblages, with the presence of species that are omnipresent in all sites such as *C. edule*, *C. carinata*, *I. chelipes*, and *H. diversicolor*. On the contrary, some species were present in just one site (e.g., *Lekanesphaera rugicauda* Leach, 1814 in Merja Zerga lagoon, *Caprella acanthifera* Leach, 1814 and *Caprella takeuchii* Guerra-García, Sánchez-Moyano & García-Gómez, 2001 in Dakhla Bay). This similar pattern of restrictedness of the species has been stated elsewhere (e.g., Clarke et Lidgard 2000). Furthermore, the PERMANOVA analysis confirmed that faunal assemblages changed significantly among sites.

Such variations in benthic macrofaunal composition over a scale could rise from the supposition that each habitat has its unique characteristics, which recommend an individualistic approach to ecosystem ecology. Certainly, all habitats are vulnerable to environmental and climatic influences and their variations generate a response from populations (Möllmann et Diekmann, 2012). Diversity and spatial heterogeneity of species can be affected by ecological and evolutionary processes at local and regional levels (Chisholm et al. 2004), the systemic variability of transitional waters (Basset et Abbiati 2004), and the resultant distribution of the benthic macrofaunal organisms according to their functional features and niche demands (MacArthur 1970).

Tableau 20 : List of the taxa found in *Zostera noltei* beds in the study sites.

Phylum	Class / Order	Taxa
Cnidaria		<i>Actinia equina</i> (Linnaeus, 1758)
Nemertea		Nemertea spp.
Platyhelminthes		<i>Platyhelminthes</i> spp. Minot, 1876
Annelida	Polychaeta	<i>Aphelochaeta</i> sp. Blake, 1991 <i>Aphrodita</i> sp. Linnaeus, 1758 <i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780) <i>Chone duneris</i> Malmgren, 1867 <i>Cirriformia tentaculata</i> (Montagu, 1808) <i>Diopatra</i> sp. Audouin & Milne Edwards, 1833 <i>Diopatra neapolitana</i> Delle Chiaje, 1841 <i>Euclymene palermitana</i> (Grube, 1840) <i>Glycera tridactyla</i> Schmarda, 1861 <i>Hediste diversicolor</i> (O.F. Müller, 1776) <i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864) <i>Lagis koreni</i> Malmgren, 1866 <i>Lumbrineris latreilli</i> Audouin & Milne Edwards, 1833 <i>Magelona</i> sp. F. Müller, 1858 <i>Marphysa sanguinea</i> (Montagu, 1813) <i>Naineris laevigata</i> (Grube, 1855) <i>Nephtys hombergii</i> Savigny in Lamarck, 1818 <i>Nicomache (Loxochona) trispinata</i> Arwidsson, 1906 <i>Notomastus latericeus</i> Sars, 1851 <i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje, 1844 <i>Phyllodoce</i> sp. Lamarck, 1818 <i>Sabella</i> spp. Linnaeus, 1767 <i>Scoloplos armiger</i> (Müller, 1776) <i>Spio</i> sp. Fabricius, 1785 <i>Streblospio shrubsolii</i> (Buchanan, 1890) <i>Syllides</i> sp. Örsted, 1845 <i>Terebella lapidaria</i> Linnaeus, 1767
Arthropoda	Amphipoda	<i>Ampelisca</i> sp. Krøyer, 1842 <i>Ampithoe ferox</i> (Chevreux, 1901) <i>Ampithoe ramondi</i> Audouin, 1826 <i>Caprella acanthifera</i> Leach, 1814 <i>Caprella grandimana</i> Mayer, 1882 <i>Caprella takeuchii</i> Guerra-García, Sánchez-Moyano & García-Gómez, 2001 <i>Corophium</i> sp. Latreille, 1806 <i>Elasmopus rapax</i> Costa, 1853 <i>Erichthonius punctatus</i> (Spence Bate, 1857) <i>Gammarella fucicola</i> (Leach, 1814) <i>Leptocheirus hirsutimanus</i> (Spence Bate, 1862) <i>Leucothoe</i> sp. Leach, 1814 <i>Leucothoe richiardii</i> Lessona, 1865 <i>Lysianassa ceratina</i> (Walker, 1889) <i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804) <i>Metaphoxus simplex</i> (Spence Bate, 1857)

		<i>Microdeutopus chelifer</i> (Spence Bate, 1862)
		<i>Urothoe elegans</i> Spence Bate, 1857
	Cumacea	<i>Iphinoe serrata</i> Norman, 1867 <i>Iphinoe trispinosa</i> (Goodsir, 1843)
	Decapoda	<i>Athanas nitescens</i> (Leach, 1814 [in Leach, 1813-1815]) <i>Carcinus maenas</i> (Linnaeus, 1758) <i>Clibanarius erythropus</i> (Latreille, 1818) <i>Hippolyte</i> sp. Leach, 1814 [in Leach, 1813-1815] <i>Pagurus</i> sp. J.C. Fabricius, 1775 <i>Palaemon elegans</i> Rathke, 1836 <i>Processa</i> sp. Leach, 1815 [in Leach, 1815-1875] <i>Upogebia pusilla</i> (Petagna, 1792)
	Isopoda	<i>Cyathura carinata</i> (Krøyer, 1847) <i>Dynamene edwardsi</i> (Lucas, 1849) <i>Dynamene</i> sp. Leach, 1814 <i>Idotea chelipes</i> (Pallas, 1766) <i>Lekanesphaera levii</i> (Argano & Ponticelli, 1981) <i>Lekanesphaera rugicauda</i> (Leach, 1814)
	Tanaidacea	<i>Apseudes</i> sp. Leach, 1814 <i>Apseudopsis latreillii</i> (Milne Edwards, 1828) <i>Chondrochelia savignyi</i> (Kroyer, 1842) <i>Tanais dulongii</i> (Audouin, 1826)
	Diptera	Chironomidae larvae Dolichopodidae larvae
Mollusca	Bivalvia	<i>Abra alba</i> (W. Wood, 1802) <i>Abra tenuis</i> (Montagu, 1803) <i>Brachidontes</i> sp. Swainson, 1840 <i>Cerastoderma edule</i> (Linnaeus, 1758) <i>Gastrana fragilis</i> (Linnaeus, 1758) <i>Lithophaga lithophaga</i> (Linnaeus, 1758) <i>Loripes orbiculatus</i> Poli, 1795 <i>Polititapes aureus</i> (Gmelin, 1791) <i>Ruditapes decussatus</i> (Linnaeus, 1758) <i>Scrobicularia plana</i> (da Costa, 1778) <i>Solen marginatus</i> Pulteney, 1799 <i>Venerupis corrugata</i> (Gmelin, 1791)
	Gastropoda	<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778) <i>Bulla striata</i> Bruguière, 1792 <i>Cochlis vittata</i> (Gmelin, 1791) <i>Crepidula porcellana</i> Lamarck, 1801 <i>Gibberula miliaria</i> (Linnaeus, 1758) <i>Haminoea navicula</i> (da Costa, 1778) <i>Hydrobia acuta</i> (Draparnaud, 1805) <i>Peringia ulvae</i> (Pennant, 1777) <i>Persicula cingulata</i> (Dillwyn, 1817) <i>Prunum amygdalum</i> (Kiener, 1841) <i>Tritia pfeifferi</i> (Philippi, 1844) <i>Tritia reticulata</i> (Linnaeus, 1758)

Echinodermata	Echinoidea	<i>Paracentrotus lividus</i> (Lamarck, 1816)
	Ophiuroidea	<i>Ophiura</i> sp. Lamarck, 1801

According to DistLM results, variations in belowground biomass, salinity, and percentage of mud explained a larger part of the variation in benthic fauna than other abiotic parameters within the studied systems. This can be interpreted as evidence that the biomass of seagrass affects the organization of benthic macrofaunal assemblages (Stoner, 1980), this also was shown previously that the presence of seagrass influence the macrofaunal diversity and biomass (Bououarour et al. 2021). Also, variations might be related to substrate type, organic residues (González-Ortegón et al. 2015).

The studied semi enclosed ecosystems are subjected to different anthropogenic disturbance. Boutahar et al. (2019) have showed a clear variation on chemical elements accumulated by *Z. noltei* leaves along the North-South latitudinal scale of the Atlantic coast of Morocco. Differences in anthropic pressures and environmental conditions do not only exist between sites but also between upstream and downstream stations within the semi-enclosed systems. Also, they are situated along a widespread gradient with a different climatical (semi-arid, arid) and hydrologic (e.g., temperature, salinity, etc.) conditions. The absence of clear pattern with latitude means that the natural mechanisms that can affect diversity across sites are mostly same along this stretch of the Moroccan coast. We support the postulate that other different processes, operating at different spatial scales, may explain the latitudinal trends in diversity (Gaston 2000; Renaud et al. 2009). Southern systems (Khniifiss and Dakhla) exhibited highest specific richness and composition variability which can be related to the strong hydrodynamic conditions ensuring the homogenization of water masses and their fast renewal rate. It is also linked with the absence of continental freshwater inputs (Idrissi et al. 2004) which maintain the lagoon's generally good environmental quality (Lefrere et al. 2015).

5. Conclusion

In conclusion, our study revealed a broad-scale variability in species composition benthic macrofauna associated with *Z. noltei* beds in Morocco. The observed variability was influenced by seagrass biomass, which varied greatly crosswise sites. Whereas such patterns could be related to ecological and biological factors such as habitat heterogeneity and traits of component species, regional, biogeographic factors such as climate and oceanographic current regimes may also be important although these variables were not tested directly in this study. The results of our study can be used as baseline data for planning the broad-scale conservation of biodiversity in seagrass beds of Morocco, which remain suffering from multiple human-induced threats such as coastal developments and climate change.

Chapitre 5 : Evaluation de la qualité écologique des herbiers de *Zostera noltei* dans les écosystèmes semi-fermés de l'Atlantique marocain

1. Introduction

Les effets anthropiques sur les écosystèmes marins et côtiers au cours des dernières décennies ont été considérés comme l'un des principaux facteurs de la dégradation écologique marine (Simboura et al. 2015). À ce jour, de nombreux outils ont été développés pour évaluer l'état de la qualité écologique marine (EcoQ) dont la plupart sont basées sur le macrobenthos (Borja et al. 2000; Gamito et Furtado 2009).

Les invertébrés benthiques offrent de nombreux avantages pour réaliser le suivi de la qualité écologique des écosystèmes aquatiques (Rosenberg, 1993). L'utilisation de ces organismes est basée sur le fait qu'ils intègrent les conditions environnementales. En effet, lorsqu'ils sont soumis à des perturbations, la structure et la composition des communautés changent par la disparition de taxa et/ou par l'apparition de nouveaux taxa plus tolérants.

L'intérêt pour l'utilisation des indices s'est accentué depuis les années 2000. Plusieurs indices biotiques ont été développés, en particulier avec l'émergence de la Directive Cadre Européenne sur l'eau (Water Framework Directive, WFD, 2000/60/EC) et sur la Stratégie pour le Milieu Marin (Marine Strategy Framework Directive, MSFD, 2008/56/EC) : Borja et al. (2000, 2003), Simboura et Zenetos (2002), Rosenberg et al. (2004), Dauvin et Ruellet (2007) et Muxika et al. (2007). Au-delà de leur diversité, ces indices peuvent être regroupés en 2 grandes catégories : (1) les indices basés sur le concept de sensibilité/tolérance, et (2) les indices basés sur la déviation par rapport à un état de référence connu.

Les indices basés sur le concept de sensibilité/tolérance (e.g. ; AMBI, Borja et al. (2000, 2003); BENTIX, Simboura et Zenetos (2002); BQI, Rosenberg et al. (2004) ; BOPA, Dauvin et Ruellet (2007) ; M-AMBI, Muxika et al. (2007)) sont de loin les plus nombreux et les plus fréquents. Plusieurs études récentes ont comparé l'utilisation de ces types d'indices (Labruno et al. 2006, Dimitriou et al. 2012). La plupart d'entre elles ont conclu à l'existence de disparités majeures liées à l'attribution de niveaux de sensibilité/tolérance différents à des espèces dominantes.

La question de l'évaluation de la sensibilité/tolérance n'est pas la seule à poser problème. L'identification d'une référence d'un excellent état écologique se trouve de nos jours très fortement compliquée dans des environnements pratiquement tous anthropisés à un plus ou moins fort degré (Warwick et al. 2003). L'utilisation de références historiques n'est pas non plus forcément sans présenter de difficulté dans l'hypothèse où les communautés des habitats

étudiés présentent également une dynamique temporelle « naturelle » différente (i.e., physiques, chimiques et biologiques). Les indices basés sur la déviation par rapport à un état de référence (e.g. ; MISS, Lavesque et al. (2009)) constituent en eux-mêmes un rapport de qualité écologique. Leur mode de calcul consiste à comparer la valeur d'un jeu de paramètres à la distribution de fréquence de ce même paramètre dans un ensemble de stations présentant un excellent niveau de qualité écologique.

L'objectif de ce chapitre vise à évaluer la qualité écologique des herbiers de *Zostera noltei* en utilisant la macrofaune benthique comme bioindicateur, en combinant plusieurs indices et approches afin d'élargir les connaissances sur le statut écologique de cet habitat particulier afin de définir un état de référence de l'état de santé des herbiers de *Zostera noltei* présents dans les côtes atlantiques marocaines.

2. Matériels et méthodes

Cinq indices biotiques communément utilisés pour les herbiers ont été testés, à savoir AMBI (AZTI's Marine Biotic Index), M-AMBI, BENTIX, BOPA (Benthic Opportunistic Polychaetes Amphipods) et MISS (Macrobenthic Index in Sheltered Systems). Les trois premiers indices sont basés sur la classification des espèces en groupes écologiques en fonction de leur niveau de sensibilité/tolérance à la perturbation. Le MISS plus précisément sa version dérivé d-MISS est une approche multimétrique utilisant plusieurs métriques décrivant l'intégrité biologique de la macrofaune.

L'AMBI (AZTI Marine Biotic Index) et le M-AMBI sont des indices biotiques permettant d'évaluer la qualité des eaux côtières à partir de la macrofaune benthique (Borja et al. 2003; Muxika et al. 2007). Pour chaque habitat, ces deux indices ont été calculés en utilisant le logiciel AMBI 5.0 développé par AZTI-Tecnalia. Pour le calcul de l'AMBI, les espèces macrobenthiques sont réparties dans cinq groupes écologiques (GI, GII, GIII, GIV, GV) en fonction de leur sensibilité aux perturbations. Les espèces du groupe I étant les plus sensibles et les espèces du groupe V étant très opportunistes et peu sensibles. Pour chaque habitat, le pourcentage de chaque groupe écologique est ensuite pondéré par le poids de sa contribution dans la représentation du niveau de perturbation :

$$\text{AMBI} = ((0 \times \% \text{GI}) + (1,5 \times \% \text{GII}) + (3 \times \% \text{GIII}) + (4,5 \times \% \text{GIV}) + (6 \times \% \text{GV})) / 100$$

Étant fortement influencé par la sensibilité des espèces à la concentration en matière organique, l'AMBI est peu performant dans les milieux sous influence estuarienne. Le M-AMBI repose sur une analyse factorielle en fonction de l'AMBI, de l'indice de biodiversité de Shannon (H') et de la richesse spécifique. Le M-AMBI est plus performant que l'AMBI pour détecter les perturbations dans les zones côtières, excepté celles affectant les sédiments grossiers non envasés (Tableau 21).

Tableau 21 : Valeurs de référence des indices biotiques AMBI et M-AMBI permettant de définir l'état écologique des habitats benthiques.

État écologique	AMBI	M-AMBI
Très bon	0 – 1,2	0,8 – 1
Bon	1,2 – 3,3	0,5 – 0,8
Moyen	3,3 – 4,3	0,4 – 0,5
Médiocre	4,3 – 5,5	0,2 – 0,4
Très mauvais	5,5 - 7	0 – 0,2

L'**indice BENTIX** est développé sur la base d'indices existants. Il combine le pourcentage relatif de trois groupes écologiques, possédant des degrés de sensibilité variés aux facteurs de perturbation de l'environnement (Simboura et Zenetos 2002) (Tableau 22). L'originalité de cet indice est la réduction du nombre de groupes écologiques qui ne sont plus que 3 :

- Groupe I (GI) : Les espèces qui composent ce groupe sont très sensibles aux perturbations du milieu. Ce groupe correspond aux espèces de stratégie k (vie longue, croissance lente et forte biomasse). Sont également incluses dans ce groupe des espèces indifférentes aux perturbations et présentes en faible densité, sans variations saisonnières prononcées.
- Groupe II (GII) : Sont incluses dans ce groupe des espèces tolérantes aux perturbations du milieu dont les populations répondent aux sources de pollution par un accroissement de leur nombre. Ce groupe inclut également des espèces opportunistes de second ordre ou des colonisateurs de fin de succession de stratégie r (vie courte, croissance rapide, maturation sexuelle précoce et production de larves toute l'année).
- Groupe III (GIII) : Espèces opportunistes de premier ordre (situation déséquilibrées prononcées), espèces pionnières, colonisatrices et espèces tolérant l'hypoxie.

$$\text{BENTHIX Index} = \{6 \times \% \text{GI} + 2 \times (\% \text{GII} + \% \text{GIII})\} / 100$$

Tableau 22 : Indice BENTHIX et état écologique

Classification - Pollution	BC	État écologique
Normal	$4,5 < BC < 6$	Très bon
Légèrement pollué	$3,5 < BC < 4,5$	Bon
Modérément pollué	$2,5 < BC < 3,5$	Moyen
Très pollué	$2 < BC < 2,5$	Médiocre
Azoïque	$0 < BC < 2$	Mauvais

L'indice BOPA : L'indice BOPA vise à grandement simplifier la détermination de l'état écologique du milieu en s'affranchissant de la détermination jusqu'à l'espèce de tous les individus macrobenthiques (Gesteira et Dauvin 2000; Dauvin et Ruellet 2007). Cet indice ne prend en compte que la proportion relative des polychètes opportunistes (espèces du groupe V de AMBI) et des amphipodes (hormis les amphipodes du genre *Jassa*) :

$$\text{BOPA} = \log_{10}[(f_P/f_A + 1) + 1]$$

L'indice BOPA varie entre 0 et Log 2 et cinq niveaux de qualité du peuplement ont été déterminés en fonction de sa valeur (Tableau 23)

Tableau 23 : Indice BOPA et statut écologique.

Classification du site	Valeurs de l'indice BOPA	Statut écologique
Normal	$0 \leq \text{indice} < 0,04$	Élevé
Peu stressé, état transitoire	$0,04 \leq \text{indice} < 0,14$	Bon
Modérément stressé	$0,14 \leq \text{indice} < 0,20$	Modéré
Fortement stressé	$0,20 \leq \text{indice} < 0,27$	Pauvre
Azoïque	$0,27 \leq \text{indice} < 0,30$	Mauvais

L'indice MISS est un indice multimérique qui a été élaboré spécialement pour l'évaluation de l'état de la qualité écologique des herbiers de *Zostera noltei* dans le bassin d'Arcachon où l'application d'autres indices biotiques n'a pas donné satisfaction (Lavesque et al. 2009). Son calcul repose sur la prise en considération de 16 paramètres qui comportent les paramètres de structure de peuplement (abondance, biomasse, richesse spécifique, indice de Shannon H' et indice de Pielou J'), de la structure trophique du peuplement et les indicateurs biotiques (AMBI et BOPA), la statistique W (rapport entre biomasse et abondance), les abondances des groupes

écologiques sensibles (GE I et GE II), tolérantes (GE III) et opportunistes (GE IV et GE V). L'indice d-MISS est une version dérivée de l'indice MISS dont le calcul est simple et n'implique pas la biomasse, la statistique W et les groupes trophiques dont la détermination est hasardeuse sauf les suspensivores (Tu Do et al. 2012). Pour chacune de ces métriques, un score de 0 ou 1 était attribué selon que la valeur était hors de valeurs seuils définies sur un herbier en bonne santé ou non, puis une moyenne était calculée. L'indice d-MISS peut donc prendre une valeur allant de 0 (très éloigné des conditions d'un herbier sain) à 1 (herbier sain). C'est ce dernier indice que nous avons appliqué dans la présente étude.

Une analyse statistique de kappa (Landis and Koch 1977) a été utilisée pour comparer les classifications qualitatives obtenues par les différents indices. Le coefficient kappa est un indicateur largement utilisé dans la mesure de l'accord catégoriel. Le niveau de concordance est décrit en utilisant les écarts suggérés pour chaque valeur de Kappa : <0, pas d'accord ; 0 -0,20, accord très faible ; 0,21-0,40, accord faible ; 0,41-0,60, accord modéré ; 0,61 -0,80, accord fort ; 0,81-1,00, accord presque parfait.

L'évaluation finale de l'état de la qualité écologique de des habitats des herbiers de *Z. noltei* dans notre étude a été réalisée en adoptant une approche de 'scoring' (Blanchet et al. 2008).

Le scoring se présente comme suit : Le score 1 est attribué aux états 'Excellent et Bon'. Dans ce cas, l'état actuel de l'environnement est jugé acceptable et signifie que, d'un point de vue du gestionnaire, l'écosystème ne nécessite aucune intervention pour le restaurer ; Le score 0 est attribué aux états 'Moyen, Médiocre et Mauvais'. Dans ce cas, l'état de l'environnement est qualifié de non-acceptable et dans ce cas des mesures de restauration doivent être prises pour atteindre des états écologiques meilleurs (Bon à Excellent).

Le score final est obtenu en additionnant les scores de chaque station, ce qui permet d'estimer le niveau d'accord ou de désaccord entre les cinq indices biotiques utilisés et d'établir un jugement final sur l'état de l'environnement (Tableau 24).

Tableau 24 : Seuils utilisés pour l'estimation de l'accord/désaccord entre les indices biotiques utilisés et l'état de l'environnement.

Somme des scores	Interprétation	État de l'environnement
0	Accord total sur l'état de la qualité écologique 'Médiocre' ou pire	Non acceptable
1	Accord partiel sur l'état de la qualité écologique 'Médiocre' ou pire	Non acceptable
2	Désaccord sur l'état de la qualité écologique de la station	Désaccord
3	Désaccord sur l'état de la qualité écologique de la station	Désaccord
4	Accord partiel sur l'état de la qualité écologique 'Bon' ou 'Excellent'	Acceptable
5	Accord total sur l'état de la qualité écologique 'bon' ou 'Excellent'	Acceptable

3. Résultats

L'AMBI indique une qualité écologique de manière générale bonne à l'exception de la station Merja Zerga amont où la qualité est considérée comme « modérée ». Toutefois, l'indice M-AMBI montre que les stations du Loukkos et Merja Zerga amont et aval ont un état écologique modéré par rapport aux autres stations qui présentent un bon état écologique. Par contre, l'indice BENTIX considère la plupart des stations dans un état écologique « modérée » ou « pauvre », à l'exception des stations de Khnifiss amont et Dakhla amont et aval qui présentent un état écologique allant de bon à excellent. Le BOPA considère l'ensemble des stations comme étant de bonne à très bonne qualité écologique à part la station Merja Zerga amont, qualifié d'état écologique pauvre. L'indice d-Miss donne des résultats différents entre les différentes stations étudiées montrant un bon état écologique pour quelques stations, tandis que montrent des perturbations modérées (Tableau 25).

Tableau 25 : Interprétation des valeurs des indices en termes de qualité écologique avec code couleur, des stations des herbiers de *Zostera noltei* présents dans les sites

Stations	AMBI	M-AMBI	BENTHIX	BOPA	d-MISS
LO-D	Good	Moderate	Moderate	Good	Moderate
MZ-D	Good	Moderate	Poor	High	Moderate
MZ-U	Moderate	Moderate	Moderate	Poor	Moderate
SM-D	High	High	Poor	High	Good
SM-U	Good	Good	Moderate	Good	Good
OU-D	Good	High	Moderate	Good	Moderate
OU-U	Good	Good	Poor	High	Good
KH-D	High	Good	High	High	Good
KH-U	Good	High	Moderate	High	Moderate
DA-D	Good	High	Good	High	Good
DA-U	Good	High	Good	Good	High

De même, les résultats de l'analyse d'accord de Kappa indiquent un accord modéré à presque très faible entre les différents indices utilisés. À part l'indice AMBI et BOPA qui affichent un accord presque parfait pour toutes les stations. L'indice BENTHIX reste l'indice qui présente un taux de désaccord élevé avec les autres indices (Tableau 26).

Tableau 26 : Niveau de concordance entre les appréciations données par les différents indices biotiques.

Cohen's kappa coefficient	AMBI	M-AMBI	BENTHIX	BOPA
M-AMBI	0.42			
BENTHIX	0.07	0.2		
BOPA	1	0.42	0.072	
d-MISS	0.4	0.62	0.399	0.214

Les états de la qualité écologique obtenus pour l'ensemble des herbiers prospectés ainsi que les niveaux 'Acceptable /Désaccord' entre les cinq indices biotiques reportés sur les tableaux dessous, montrent clairement que les stations de Loukkos et Merja Zerga affichent un faible score et la stations Merja Zerga amont peuvent être considéré comme la plus perturbé

contrairement aux autres sites qui révèlent un bon état écologique soit totalement comme pour la baie de Dakhla ou partielle comme pour le cas de la lagune de Oualidia (Tableau 27).

Tableau 27 : Niveau d'accord/désaccord entre les cinq indices biotiques par station et appréciation finale de l'état de l'environnement.

Stations	AMBI	M-AMBI	BENTHIX	BOPA	d-MISS	Score	État de l'environnement
LO-D	1	0	0	1	0	2	Désaccord
MZ-D	1	0	0	1	0	2	Désaccord
MZ-U	0	0	0	0	0	0	Non Acceptable
SM-D	1	1	0	1	1	4	Acceptable
SM-U	1	1	0	1	1	4	Acceptable
OU-D	1	1	0	1	0	3	Désaccord
OU-U	1	1	0	1	1	4	Acceptable
KH-D	1	1	1	1	1	5	Acceptable
KH-U	1	1	0	1	0	3	Désaccord
DA-D	1	1	1	1	1	5	Acceptable
DA-U	1	1	1	1	1	5	Acceptable

4. Discussion

L'évaluation de la qualité écologique des herbiers de *Zostera noltei* le long des systèmes semi-fermés marocains a été différente entre les cinq indices biotiques utilisés dans cette étude (Tableau 27). Toutefois ces indices dispensent du même objectif commun d'évaluer la qualité écologique des habitats. La base de chaque indice repose sur des hypothèses et des paramètres différents.

Cependant, un désaccord à été détecté entre certains indices utilisés. Les deux indices AMBI et M-AMBI, basé sur la répartition des espèces en cinq groupes écologiques selon leur sensibilité aux gradients de stress (Hily, 1984; Glémarec, 1986), montrent que la plupart des habitats d'herbiers ont un bon état écologique à l'exception des trois stations (Loukkos et Merja Zerga) qui présentent un statut écologique modéré à cause de la prédominance des espèces opportunistes de premier ordre comme le polychète *Capitella capitata*. Avec la réduction du nombre de groupes écologiques à trois, l'indice BENTHIX affiche un état différent des

précédents indices avec une différence dans l'état entre les stations variant du pauvre dans quelque stations à élevée dans Khnifiss aval.

L'indice d-MISS, dont l'évaluation de l'état écologique est basée sur de nombreux métriques (dont les paramètres de structure, les groupes écologiques, les groupes trophiques plus précisément les suspensivores ainsi que des indices biotiques (BOPA, AMBI), attribue entre un état modéré et bon. Les deux indices multivariés M-AMBI et d-MISS présentent les taux de concordance les plus élevés avec les autres indices.

Le fait de désaccord entre les indices biotiques a pareillement été noté dans d'autres études, Blanchet et al. (2008) au bassin d'Arcachon (France), ainsi que par Quintino et al. (2006) dans une étude incluant trois zones estuariennes et côtières de la côte Ouest du Portugal.

Toutefois, l'emploi de plusieurs indices reste toujours conseillé afin d'obtenir une meilleure évaluation de la santé des communautés benthiques en se basant sur des approches différentes et complémentaires (Carvalho et al. 2006; Pinto et al. 2009).

Les résultats obtenus à partir des cinq indices biotiques montrent que la qualité des herbiers de *Z. noltei* varient entre modérément perturbées à non perturbée avec une amélioration nette dans les systèmes semi-fermés à sans apport d'eaux continentales qui peuvent être considérés comme source de perturbation.

Cependant, une des difficultés de l'utilisation de ces indices dans les herbiers est la sélection des conditions de référence. En général, les conditions de référence sont dérivées : (i) de la comparaison avec un site " vierge " existant ; (ii) de données et d'informations antérieures ; (iii) de modèles numériques ; et (iv) du meilleur jugement professionnel (Borja et al. 2012b; Forchino et al. 2011). En raison de l'ampleur des activités anthropiques dans les systèmes semi-fermés marocains et de la probabilité du stress qui en résulte sur l'environnement côtier et marin, trouver des sites vierges est un grand défi. Ce constat souligne la nécessité d'établir dans les conditions de référence pour ces habitats au Maroc et pour tous les autres écosystèmes si l'on veut appliquer correctement ces indices biotiques. L'approche la plus utilisée dans ce cas pour établir la condition de référence consiste à sélectionner les plus hautes valeurs de richesse et de diversité déterminées et à les augmenter de 15%. Cette approche a été considérée comme raisonnable par plusieurs auteurs (Borja et Tunberg 2011; Paganelli et al. 2011)

Les résultats obtenus avec les indices biotiques, tels que ceux utilisés dans ce chapitre, sont également difficiles à interpréter. Par exemple, il est difficile de distinguer les perturbations naturelles et anthropiques dans les zones de dépôt de matière organique en raison du faible hydrodynamisme (Dauvin, 2007). Les présentes données peuvent être combinées avec d'autres données, par exemple des évaluations de l'état écologique ou de degré contaminations, afin d'augmenter le nombre de conditions écologiques et biogéographiques connues.

L'évaluation de la qualité écologique, en se servant des différents indices biotiques montre que les herbiers de *Z. noltei* sont considérés comme un élément qui favorise une bonne qualité écologique, indiquant l'importance majeure de ces habitats particuliers dans l'élaboration des plans de gestion et de conservation.

Conclusions et Perspectives

Les écosystèmes côtiers, et plus précisément les systèmes côtiers semi-fermés (SCSFs), sont des systèmes hautement évolutifs et dépendent de divers facteurs naturels et anthropiques. Ils montrent une grande variabilité des conditions hydrodynamiques et sédimentologiques, une biodiversité importante et, parallèlement, ils sont d'une fragilité alarmante. Ces milieux littoraux se présentent comme une cible de développement économique et une exploitation accrue. Cette utilisation transforme et fragilise divers types d'habitats présents dans ces zones côtières dont les herbiers de phanérogames marins (Lotze et al. 2006).

Les herbiers de phanérogames marines sont répartis sur l'ensemble du globe mais, contrairement à d'autres groupes taxonomiques ayant une distribution large, ils présentent une faible diversité taxonomique, avec environ 60 espèces dans le monde (Orth et al. 2006). Néanmoins, en dépit de leur importance et leurs diverses fonctions, ces habitats restent rarement étudiés au Maroc et leur importance a été peu signalée.

Les objectifs majeurs de ce travail consistaient à fournir des données scientifiques précises sur les herbiers de *Zostera noltei* qui dominent dans les habitats intertidaux des SCSF le long des côtes atlantiques du Maroc. En effet, ce type de données manque généralement dans les SCSF au sud de la répartition de cette espèce, contrairement à l'abondance de ce type de données dans d'autres régions du monde.

Ce présent travail a permis de répondre entre autres à ces quatre principales questions :

- (i) Existent-ils des différences dans les paramètres biométriques et morphométriques de *Z. noltei* aux échelles spatiale et latitudinale ?
- (ii) Est-ce que les herbiers de *Z. noltei* améliorent la diversité et la structuration des communautés benthiques ? Si oui, cette amélioration changent-elle entre les sites et les saisons ?
- (iii) Est-ce que la diversité des espèces associées aux herbiers de *Z. noltei* augmente avec la latitude ? et y a-t-il une variation latitudinale aux niveaux des assemblages benthiques ?
- (iv) Quelle est l'état de qualité écologique actuel des herbiers de *Z. noltei* au niveau des différents sites le long de sa répartition sur les côtes atlantiques marocaines ?

a. Caractères morpho et biométriques et relations avec les paramètres environnementales

La comparaison des herbiers de *Zostera noltei* des différents écosystèmes étudiés a révélé que ces herbiers présentent une hétérogénéité et une variabilité morpho- et biométriques. La biomasse souterraine ainsi que la longueur et la largeur des feuilles présentent des différences remarquables entre ces sites. Cette variabilité phénotypique, que l'on peut définir comme une méthode d'adaptation, permet à cette espèce de coloniser et de se maintenir dans des milieux dont les conditions environnementales sont assez variées.

L'analyse sédimentologique des différents habitats prospectés dans la présente étude montre que les sédiments des herbiers sont plus riches en matières organique totale avec des taux importants de CO₂ et de carbonates CaCO₃. Les herbiers de *Z. noltei* possède une capacité d'adaptation et de colonisation de différents substrats, ce qui induit de large modifications et variations sur la biogéochimie des sédiments.

Ces résultats suggèrent que les herbiers *Z. noltei* présentent une variabilité dans les caractères morphométriques et biométriques entre les sites. Cette variabilité est conditionnée par différents paramètres sédimenteux et physicochimiques notamment le type de substrat, la quantité de matière organique, la température et la salinité.

D'autres paramètres pourraient intervenir à cette variation à savoir ceux liées aux pressions anthropiques ; ce qui pourrait avoir une influence sur les densités et les biomasses des herbiers. D'autres études sont nécessaires afin d'évaluer l'évolution de ces habitats qui sont confrontés à de plus grandes pressions anthropiques et à des changements globaux, dans le but de bien connaître les dynamiques de développement de ces habitats.

b. Effet de présence des herbiers dans la structuration et la diversité des communautés benthiques

La présence d'herbiers marins est considérée comme un déterminant fort de la diversité faunistique (Barnes et Barnes, 2014). Cependant, peu de recherches ont été menées pour étudier les différences dans les assemblages benthiques entre les substrats végétalisés et non végétalisés dans les écosystèmes semi-fermés marocains.

Notre étude a montré qu'il existe une importante abondance de la macrofaune dans les habitats de *Z. noltei* par rapport aux substrats nus avoisinants. Ce phénomène a été lié à la complexité structurelle et à la stabilité fournie par les herbiers marins, la disponibilité de la nourriture ainsi que le niveau de protection fournis contre les prédateurs.

La biomasse de la macrofaune a varié de manière significative d'un site à l'autre et présentait une relation positive significative avec la présence d'herbiers marins au cours des deux saisons, été et hiver. Cette présence rend les habitats plus riches et bien structurés, notamment en été.

Les analyses statistiques ont révélé que la composition faunistique changeait au sein des sites au cours des deux saisons. Des facteurs tels que le type d'habitat pourraient avoir un effet saisonnier sur la distribution de la macrofaune dans tous les écosystèmes semi-fermés marocains.

Les variations des caractéristiques des sédiments représentent le facteur le plus contributif dans la variation de la faune benthique dans les systèmes étudiés. Les concentrations de carbone et de carbonate de calcium et le pourcentage d'argile montrent un grand accord avec les données environnementales biologiques. Ceci peut être interprété comme une preuve que la structure du sédiment et sa composition est le facteur déterminant de la composition des communautés dans les systèmes semi-fermés côtiers étudiés.

Notre étude a déterminé que la complexité structurelle de l'habitat des herbiers de *Z. noltei* varie selon les saisons et augmente fortement en été lorsque l'herbier est bien développé. Cela fournit de nouvelles preuves du rôle important qu'ils jouent dans les systèmes semi-fermés en tant qu'espèce structurelle d'habitat, en particulier en raison de leur fort impact sur la complexité des processus écologiques ayant un effet sur les modèles de distribution des populations macrozoobenthiques à différentes échelles spatiales. D'autres études portant sur la macrofaune benthique associée à ces habitats clés sont nécessaires pour améliorer notre compréhension du fonctionnement de cet écosystème et de son importance dans les zones côtières.

c. Variation latitudinale des communautés benthiques associés aux herbiers de *Zostera noltei*

Cette étude fournit une caractérisation quantitative structurée des habitats de *Zostera noltei* dans les écosystèmes benthiques semi-fermés de la côte atlantique du Maroc. Le manque de données

de base quantitatives existantes à cette échelle limitait notre capacité à évaluer si les changements dans ces habitats qui varient naturellement ou résultent d'une influence anthropique ou des deux à la fois.

Nos résultats révèlent que la diversité taxonomique paraît être le paramètre structurel le plus significatif variant avec la latitude et adapté pour l'examen de la variation à grande échelle de la biodiversité.

Les analyses statistiques ont confirmé que les assemblages faunistiques change de manière significative entre les sites et dévoilent que chaque habitat a ses caractéristiques uniques. Ceci qui recommande une approche individualiste de l'écologie à chacun des écosystèmes étudiés. Il est certain que tous les habitats sont vulnérables aux influences environnementales et climatiques et leurs variations génèrent une réponse de la part des populations.

L'absence de tendance claire avec la latitude signifie que les mécanismes naturels qui peuvent affecter la diversité entre les sites sont essentiellement les mêmes le long de la côte atlantique marocaine. Nous soutenons le postulat que d'autres processus différents, opérant à des échelles spatiales différentes, peuvent expliquer les tendances latitudinales de la diversité.

d. État de qualité écologique des herbiers de *Z. noltei* au Maroc

Plusieurs études menées stipulent qu'aucun des indices biotiques disponibles ne doit être considéré comme idéal pour mesurer les effets biologiques des perturbations, car chaque indice a été initialement développé pour un ou quelques facteurs de stress (Salas et al. 2006 ; Chainho et al. 2007).

Par conséquent, les indices biotiques doivent être validés pour d'autres facteurs de stress tels que les perturbations physiques et la pollution chimique (Labrune et al. 2006 ; Patrício et al. 2009). Les écosystèmes complexes, tels que les estuaires et les lagunes, peuvent également présenter des réponses plus complexes pour certains indicateurs.

Dans notre cas, un désaccord entre les indices utilisés a été détecté. Les indices univariés surtout ceux qui sont basés sur la répartition des espèces en groupes écologiques affichent des qualités écologiques dissemblables. L'utilisation d'outils multimériques permet de surmonter la sensibilité d'une seule métrique en combinant plusieurs indices. Les résultats obtenus à partir des indices biotiques utilisés montrent que la qualité des herbiers de *Z. noltei* varient entre

modérément perturbées à non perturbée avec une amélioration nette dans les systèmes semi-fermés sans apport d'eaux continentales qui peuvent être considéré comme source de perturbation.

En raison de l'ampleur des activités anthropiques dans les systèmes semi-fermés marocains et de la probabilité du stress qui en résulte sur l'environnement côtier et marin, trouver des sites vierges est un grand défi. Ce constat souligne la nécessité d'établir des conditions de référence pour ces habitats au Maroc et pour tous les autres écosystèmes si l'on veut appliquer correctement ces indices biotiques.

e. Orientations futures et perspectives de recherche

La prise en conscience de la nécessité d'intégrer la conservation de ces habitats dans les programmes de gestion des zones côtières dans les actions futures augmente, mais la priorité est de prévenir la détérioration de ces écosystèmes côtiers importants afin de garantir les fonctions et les services qu'ils procurent.

La présente étude peut être considéré comme une description des herbiers et leurs rôles qu'ils jouent dans la structuration et la diversité des communautés benthiques. Il a été constaté que ces herbiers sont soumis à plusieurs facteurs de stress qui causent leur dégradation. Donc leur cartographie et l'estimation de leur densités et biomasses semblent nécessaires afin d'analyser et de comprendre leur dynamique à long terme pour bien prendre des mesures de sauvegarde et de restauration adaptés à ces habitats.

Comprendre et quantifier d'autres rôles que les herbiers de phanérogames marines fournissent, à part leur structuration des communes benthiques associés, est une priorité afin de quantifier leur valeur écosystémique et développer des modèles précis de leurs rôles et leurs effets dans nos côtes marocaines (atténuation des courants, stabilisation et accrétion des sédiments, stockage du carbone).

Concernant les communautés benthiques associés aux herbiers, d'autres paramètres devraient être explorés à savoir la production secondaire ainsi que les interactions entre certains groupes d'espèces surtout les herbivores brouteurs. Pareil, d'autres taxons associés aux herbiers de *Zostera noltei* pourraient être étudiés à savoir les diatomées et les communautés planctoniques.

Enfin, nous estimons que les prochaines études devraient être dirigées vers un établissement des conditions de références pour la qualité écologique afin de connaître et d'évaluer l'état de santé de ses herbiers dans les conditions changeantes locales. Une réflexion devra être entreprise pour établir une méthode ou un indice spécifique multimérique basée sur différents paramètres et adaptés aux conditions naturelles et anthropiques spécifiques aux SCSF marocains.

En définitif, la gestion des herbiers de *Zostera noltei* au Maroc requiert une approche intégrée, comprenant des efforts pour éviter les apports excessifs de nutriments et d'éléments organiques provenant de sources agricoles, aquacoles et urbaines et pour empêcher la détérioration des substrats essentiels pour la croissance des herbiers. Des efforts de recherche et des programmes de surveillance supplémentaires doivent être menés. La recherche pourrait se focaliser sur, (a) des études d'estimation et de projection du futur des herbiers marins dans le contexte de changements globaux et développement des zones côtières, (b) les études de transplantation pour restaurer les herbiers de *Z. noltei* dans les zones où ils ont totalement disparu.

Références Bibliographiques

- Adnitt, C., Brew, D., Cottle, R., Hardwick, M., John, S., Leggett, D., McNulty, S., Meakins, N., Staniland, R., 2007. Saltmarsh management manual, Environment Agency , Bristol. Environment Agency , Bristol.UK.
- Alcoverro, T., Duarte, C.M., Romero, J., 1995. Annual growth dynamics of *Posidonia oceanica*: Contribution of large-scale versus local factors to seasonality. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 120, 203–210. <https://doi.org/10.3354/meps120203>
- Aldanondo, N., Barquín, J., Gil-Rodríguez, M.C., 2005. Estudio preliminar de las poblaciones de *Zostera noltii* (Zosteraceae, Magnoliophyta) en Lanzarote, islas canarias. *Vieraea* 33, 145–150.
- Amanieu, M., Ferraris, J., Guélorget, O., 1980. Organisation et évolution des peuplements des lagunes littorales. Application à la macrofaune benthique des étangs palavasiens. *Rech. d'écologie théorique. Les Strat. Adapt.* 251–277.
- Ameur, B., Bayed, A., Benazzou, T., 2003. Rôle de la communication de la lagune de Merja Zerga (Gharb, Maroc) avec l'océan Atlantique dans la reproduction d'une population de *Mugil cephalus* L.(Poisson Mugilidae). *Bull. l'Institut Sci. Rabat* 25, 77–82.
- Anderson, M.J., Willis, T.J., 2003. Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* 84, 511–525. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0511:CAOPCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0511:CAOPCA]2.0.CO;2)
- Anderson, M.J., 2008. Animal-sediment relationships re-visited: Characterising species' distributions along an environmental gradient using canonical analysis and quantile regression splines. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 366, 16–27. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.07.006>
- Anderson, M.J., Gorley, R.N., Clarke, K.R., 2008. PERMANOVA + for PRIMER : Guide to Software and Statistical Methods. Plymouth.
- Andrews, J.E., Samways, G., Shimmiel, G.B., 2008. Historical storage budgets of organic carbon, nutrient and contaminant elements in saltmarsh sediments: Biogeochemical context for managed realignment, Humber Estuary, UK. *Sci. Total Environ.* 405, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2008.07.044>

- Auby, I., Trut, G., 2011. Suivi stationnel de l'herbier de zostères naines (*Zostera noltii*) de la Masse d'eau côtière FRFC09-Lac d'Hossegor-District Hydrographique Adour-Garonne-2007-2008-2009.
- Augier, H., Cristiani, G., 1984. Indice foliaire et biomasse de l'herbier de Posidonies de la zone de Carry-Sausset (Cote Bleue, Bouches-du-Rhone - France), in: International Workshop on *Posidonia Oceanica* Beds. pp. 245–254.
- Ayache, F., Thompson, J.R., Flower, R.J., Boujarra, A., Rouatbi, F., Makina, H., 2009. Environmental characteristics, landscape history and pressures on three coastal lagoons in the Southern Mediterranean Region: Merja Zerga (Morocco), Ghar El Melh (Tunisia) and Lake Manzala (Egypt). *Hydrobiologia* 622, 15–43. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9676-6>
- Bachelet, G., Dauvin, J.C., 1993. Distribution quantitative de la macrofaune benthique des sables intertidaux du bassin d'Arcachon. *Oceanol. Acta* 16, 83–97.
- Baden, S., Boström, C., 2001. The Leaf Canopy of Seagrass Beds: Faunal Community Structure and Function in a Salinity Gradient Along the Swedish Coast. *Ecol. Stud.* 151, 213–236. https://doi.org/10.1007/978-3-642-56557-1_11
- Baden, S., Boström, C., Tobiasson, S., Arponen, H., Moksnes, P.O., 2010. Relative importance of trophic interactions and nutrient enrichment in seagrass ecosystems: A broad-scale field experiment in the Baltic-Skagerrak area. *Limnol. Oceanogr.* 55, 1435–1448. <https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.3.1435>
- Barange, M., Field, J.G., Steffen, W., Harris, R.P., Hofmann, E.E., Perry, R.I., Werner, F., 2010. Marine Ecosystems and Global Change. *Mar. Ecosyst. Glob. Chang.* 9780199558, 1–440. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199558025.001.0001>
- Barbier, E.B., Hacker, S.D., Kennedy, C., Koch, E.W., Stier, A.C., Silliman, B.R., 2011. The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecol. Monogr.* 81, 169–193.
- Barbier, E.B., Georgiou, I.Y., Enchelmeyer, B., Reed, D.J., 2013. The Value of Wetlands in Protecting Southeast Louisiana from Hurricane Storm Surges. *PLoS One* 8, e58715. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058715>

- Barnes, R.S.K., Barnes, M.K.S., 2014. Spatial uniformity of biodiversity is inevitable if the available species are distributed independently of each other. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 516, 263–266. <https://doi.org/10.3354/meps11067>
- Basset, A., Abbiati, M., 2004. Challenges to transitional water monitoring: ecological descriptors and scales. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 14, 1–3. <https://doi.org/10.1002/aqc.669>
- Bazairi, H., Bayed, A., Glémarec, M., Hily, C., 2003. Spatial organisation of macrozoobenthic communities in response to environmental factors in a coastal lagoon of the NW African coast (Merja Zerga, Morocco). *Oceanol. Acta* 26, 457–471. [https://doi.org/10.1016/S0399-1784\(03\)00041-0](https://doi.org/10.1016/S0399-1784(03)00041-0)
- Beaubrun, P.-C., 1990. Un Cétacé nouveau pour les côtes sud-marocaines: *Sousa teuszii* (Kukenthal, 1892). *Mamm.* 54, 162–164.
- Beaubrun, P., Thevenot, M., Schouten, J., 1988. Wintering and summering water bird population in the Khnifiss lagoon [Morocco]. *Trav. l'Institut Sci.*
- Benhoussa, A., 2000. Caractérisation des habitats et microdistribution de l'avifaune de la zone humide de Merja Zerga (Maroc).
- Bernard, G., Boudouresque, C.F., Picon, P., 2007. Long term changes in *Zostera* meadows in the Berre lagoon (Provence, Mediterranean Sea). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 73, 617–629.
- Betti, F., Bavestrello, G., Bo, M., Asnaghi, V., Chiantore, M., Bava, S., Cattaneo-Vietti, R., 2017. Over 10 years of variation in Mediterranean reef benthic communities. *Mar. Ecol.* 38, e12439.
- Blanchet, H., 2004. Structure et Fonctionnement des peuplements benthiques du Bassin D'Arcachon. Bordeaux 1.
- Blanchet, H., de Montaudouin, X., Lucas, A., Chardy, P., Aurélien, L., Chardy, P., Lucas, A., Chardy, P., 2004. Heterogeneity of macrozoobenthic assemblages within a *Zostera noltii* seagrass bed : diversity , abundance , biomass and structuring factors. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 61, 111–123. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.04.008>

- Blanchet, H., Lavesque, N., Ruellet, T., Dauvin, J.C., Sauriau, P.G., Desroy, N., Desclaux, C., Leconte, M., Bachelet, G., Janson, A.L., Bessineton, C., Duhamel, S., Jourde, J., Mayot, S., Simon, S., de Montaudouin, X., 2008. Use of biotic indices in semi-enclosed coastal ecosystems and transitional waters habitats-Implications for the implementation of the European Water Framework Directive. *Ecol. Indic.* 8, 360–372. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2007.04.003>
- Blanchette, C.A., Melissa Miner, C., Raimondi, P.T., Lohse, D., Heady, K.E.K., Broitman, B.R., 2008. Biogeographical patterns of rocky intertidal communities along the Pacific coast of North America. *J. Biogeogr.* 35, 1593–1607. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01913.x>
- Blott, S.J., Pye, K., 2001. Gradistat: A grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth Surf. Process. Landforms* 26, 1237–1248. <https://doi.org/10.1002/esp.261>
- Bonada, N., Dolédec, S., Statzner, B., 2007. Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between mediterranean and temperate regions: Implications for future climatic scenarios. *Glob. Chang. Biol.* 13, 1658–1671. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01375.x>
- Borja, Á., Dauer, D.M., Grémare, A., 2012. The importance of setting targets and reference conditions in assessing marine ecosystem quality. *Ecol. Indic.* 12, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.06.018>
- Borja, A., Franco, J., Pérez, V., 2000. A marine biotic index to establish the ecological quality of soft-bottom benthos within European estuarine and coastal environments. *Mar. Pollut. Bull.* 40, 1100–1114. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(00\)00061-8](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(00)00061-8)
- Borja, A., Muxika, I., Franco, J., 2003. The application of a Marine Biotic Index to different impact sources affecting soft-bottom benthic communities along European coasts. *Mar. Pollut. Bull.* 46, 835–845. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(03\)00090-0](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(03)00090-0)
- Borja, A., Tunberg, B.G., 2011. Assessing benthic health in stressed subtropical estuaries, eastern Florida, USA using AMBI and M-AMBI. *Ecol. Indic.* 11, 295–303.

- Boström, C., Jackson, E.L., Simenstad, C.A., 2006a. Seagrass landscapes and their effects on associated fauna: A review. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 68, 383–403. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.01.026>
- Boström, C., O'Brien, K., Roos, C., Ekeboom, J., 2006b. Environmental variables explaining structural and functional diversity of seagrass macrofauna in an archipelago landscape. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 335, 52–73. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.02.015>
- Boudouresque, C.-F., Blanfuné, A., Fernandez, C., Lejeusne, C., Pérez, T., Ruitton, S., Thibault, D., Thibaut, T., Verlaque, M., 2017. Marine biodiversity-warming vs. biological invasions and overfishing in the Mediterranean Sea: take care, 'One Train can hide another.' *MOJ Ecol. Environ. Sci.* 2, 1–13.
- Bouma, T.J., Ortells, V., Ysebaert, T., 2009. Comparing biodiversity effects among ecosystem engineers of contrasting strength: macrofauna diversity in *Zostera noltii* and *Spartina anglica* vegetations. *Helgol. Mar. Res.* 63, 3–18.
- Bououarour, O., El Kamcha, R., Boutoumit, S., Pouzet, P., Maanan, M., Bazairi, H., 2021. Effects of the *Zostera noltei* meadows on benthic macrofauna in North Atlantic coastal ecosystems of Morocco: spatial and seasonal patterns. *Biologia.* 76, 2263–2275. <https://doi.org/10.1007/s11756-021-00718-9>
- Boutahar, L., Maanan, Mohamed, Bououarour, O., Richir, J., Pouzet, P., Gobert, S., Maanan, Mehdi, Zourarah, B., Benhoussa, A., Bazairi, H., 2019. Biomonitoring environmental status in semi-enclosed coastal ecosystems using *Zostera noltei* meadows. *Ecol. Indic.* 4, 75–84. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.126.1.78>
- Boutoumit, S., El Kamcha, R., Bououarour, O., Joulami, L., Boutahar, L., Benhoussa, A., Maanan, M., Godet, L., Bayed, A., Bazairi, H., 2021. Soft-bottom macrozoobenthos in semi-enclosed coastal systems of Morocco: A latitudinal and biogeographic analysis. *Reg. Stud. Mar. Sci.* 44, 101689. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.101689>
- Boyero, L., 2002. Insect biodiversity in freshwater ecosystems: is there any latitudinal gradient? *Mar. Freshw. Res.* 53, 753–755. <https://doi.org/10.1071/MF01232>

- Brun, F.G., Pérez-Lloréns, J.L., Hernández, I., Vergara, J.J., 2003a. Patch Distribution and Within-Patch Dynamics of the Seagrass *Zostera noltii* Hornem. in Los Toruños Salt-Marsh, Cádiz Bay, Natural Park, Spain. *Bot. Mar.* 46, 513–524. <https://doi.org/10.1515/BOT.2003.053>
- Brun, F.G., Vergara, J.J., Navarro, G., Hernández, I., Pérez-Lloréns, J.L., 2003b. Effect of shading by *Ulva rigida* canopies on growth and carbon balance of the seagrass *Zostera noltii*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 265, 85–96. <https://doi.org/10.3354/meps265085>
- Buckley, L.B., Jetz, W., 2007. Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 274, 1167–1173. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0436>
- Bull, G.-S., 2016. Nouvelles observations du Petit Pingouin *Alca torda* (Linnaeus, 1758) dans le sud du Maroc.
- Cabaço, S., Santos, R., Sprung, M., 2012. Population dynamics and production of the seagrass *Zostera noltii* in colonizing versus established meadows. *Mar. Ecol.* 33, 280–289. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2011.00494.x>
- Cardinale, B.J., Matulich, K.L., Hooper, D.U., Byrnes, J.E., Duffy, E., Gamfeldt, L., Balvanera, P., O’connor, M.I., Gonzalez, A., 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *Am. J. Bot.* 98, 572–592.
- Carruesco, C., 1989. Genèse et évolution de trois lagunes du littoral atlantique depuis l’Holocène: Oualidia, Moulay Bou Salham (Maroc) et Arcachon (France).
- Carvalho, S., Gaspar, M.B., Moura, A., Vale, C., Antunes, P., Gil, O., Da Fonseca, L.C., Falcao, M., 2006. The use of the marine biotic index AMBI in the assessment of the ecological status of the Óbidos lagoon (Portugal). *Mar. Pollut. Bull.* 52, 1414–1424.
- Cebrian, J., Duarte, C.M., Marba, N., Enriquez, S., 1997. Erratum: Magnitude and fate of the production of four co-occurring Western Mediterranean seagrass species (*Marine Ecology Progress Series* (1997) 155 (29-44)). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 159, 308.

- Chafik, A., 2014. Littoral, Activités humaines et stratégie de développement durable: Cas du Maroc. Rapp. d'expertise élaboré pour le compte du Proj. du Gd. Ecosystème Mar. du Courant des Canar.
- Chainho, P., Costa, J.L., Chaves, M.L., Dauer, D.M., Costa, M.J., 2007. Influence of seasonal variability in benthic invertebrate community structure on the use of biotic indices to assess the ecological status of a Portuguese estuary. *Mar. Pollut. Bull.* 54, 1586–1597.
- Chakroun, R., 2004. Réponse de la macrofaune invertébrée benthique à l'état de dégradation du milieu: cas du lac Sud de Tunis et de la lagune de Ghar EL Melh. Univ. du 7 Novembre à Cart. Fac. des Sci. Bizerte.
- Chaouti, A., Azirar, A., Bayed, A., 2019. Macrofaunal spatial distribution and community structure in a lagoon without a river discharge (the Oualidia lagoon , NW Morocco). *Mar. Ecol.* 00:e12557, 1–15. <https://doi.org/10.1111/maec.12557>
- Chaouti, A., Bayed, A., 2008. Spatial patterns of soft-bottom macro-invertebrates and relationships with environmental conditions in a north African coastal lagoon (Smir lagoon, Morocco). *Vie Milieu* 58, 25–35.
- Charpentier, A., Grillas, P., Lescuyer, F., Coulet, E., Auby, I., 2005. Spatio-temporal dynamics of a *Zostera noltii* dominated community over a period of fluctuating salinity in a shallow lagoon, Southern France. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 64, 307–315.
- Chbicheb, A., 1996. Organisation biogéologique d'un bassin paralique: la lagune d'Oualidia (Côte Atlantique Marocaine).
- Cheggour, M., Chafik, A., Fisher, N.S., Benbrahim, S., 2005. Metal concentrations in sediments and clams in four Moroccan estuaries. *Mar. Environ. Res.* 59, 119–137.
- Chevillot, X., 2016. Réponses fonctionnelles des écosystèmes estuariens dans le contexte du changement global: le cas du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde.
- Chisholm, R.A., Burgman, M.A., Hubbell, S.P., Borda-De-Água, L., 2004. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography: Comment, *Ecology*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1890/04-0228>

- Clarke, A., Lidgard, S., 2000. Spatial patterns of diversity in the sea: Bryozoan species richness the North Atlantic. *J. Anim. Ecol.* 69, 799–814. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00440.x>
- Clarke, K.R., Warwick, R.M., 2001a. A further biodiversity index applicable to species lists: Variation in taxonomic distinctness. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 216, 265–278. <https://doi.org/10.3354/meps216265>
- Clarke, K.R., Warwick, R.M., 2001b. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. 2nd edition. Primer-E, Plymouth. Plymouth, United Kingdom Prim. 172.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N., 2005. PRIMER 6: Getting Started with v6. Prim. Ltd Plymouth, UK 931, 1–12.
- Connolly, R.M., 1995. Effects of removal of seagrass canopy on assemblages of small, motile invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 118, 129–138. <https://doi.org/10.3354/meps118129>
- Connolly, R.M., 1994. Removal of seagrass canopy: effects on small fish and their prey. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 184, 99–110. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(94\)90168-6](https://doi.org/10.1016/0022-0981(94)90168-6)
- Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'neill, R. V, Paruelo, J., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260.
- Curiel, D., Bellato, A., Rismondo, A., Marzocchi, M., 1996. Sexual reproduction of *Zostera noltii* Hornemann in the lagoon of Venice (Italy, north Adriatic). *Aquat. Bot.* 52, 313–318.
- Dauvin, J.-C., Ruellet, T., 2007. Polychaete/amphipod ratio revisited. *Mar. Pollut. Bull.* 55, 215–224.
- Dauvin, J.C., 2007. Paradox of estuarine quality: Benthic indicators and indices, consensus or debate for the future. *Mar. Pollut. Bull.* 55, 271–281. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.08.017>

- Dauvin, J.C., Bellan, G., Bellan-Santini, D., 2010. Benthic indicators: From subjectivity to objectivity - Where is the line? *Mar. Pollut. Bull.* 60, 947–953. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.03.028>
- De Falco, G., Ferrari, S., Cancemi, G., Baroli, M., 2000. Relationship between sediment distribution and *Posidonia oceanica* seagrass. *Geo-marine Lett.* 20, 50–57.
- De Montaudouin, X., Sauriau, P.-G., 2000. Contribution to a synopsis of marine species richness in the Pertuis Charentais Sea with new insights in soft-bottom macrofauna of the Marennes-Oleron Bay. *Cah. Biol. Mar.* 41, 181–222. <https://doi.org/10.21411/CBM.A.2E300127>
- De Wit, R., Stal, L.J., Lomstein, B.A., Herbert, R.A., Van Gernerden, H., Viaroli, P., Cecherelli, V.U., Rodríguez-Valera, F., Bartoli, M., Giordani, G., Azzoni, R., Schaub, B., Welsh, D.T., Donnelly, A., Cifuentes, A., Antón, J., Finster, K., Nielsen, L.B., Pedersen, A.G.U., Neubauer, A.T., Colangelo, M.A., Heijs, S.K., 2001. Robust: The role of buffering capacities in stabilising coastal lagoon ecosystems. *Cont. Shelf Res.* 21, 2021–2041. [https://doi.org/10.1016/S0278-4343\(01\)00040-1](https://doi.org/10.1016/S0278-4343(01)00040-1)
- Delgado, O., Ruiz, J., Pérez, M., Romero, J., Ballesteros, E., 1999. Effects of fish farming on seagrass (*Posidonia oceanica*) in a Mediterranean bay: Seagrass decline after organic loading cessation. *Oceanol. Acta* 22, 109–117. [https://doi.org/10.1016/S0399-1784\(99\)80037-1](https://doi.org/10.1016/S0399-1784(99)80037-1)
- Deppe, F., 2000. Intertidal Mudflats Worldwide. *Common Wadden Sea Secr.* Wilhelmshaven 99.
- Dimitriou, P.D., Apostolaki, E.T., Papageorgiou, N., Reizopoulou, S., Simbora, N., Arvanitidis, C., Karakassis, I., 2012. Meta-analysis of a large data set with Water Framework Directive indicators and calibration of a Benthic Quality Index at the family level. *Ecol. Indic.* 20, 101–107.
- Dornelas, M., Gotelli, N.J., McGill, B., Shimadzu, H., Moyes, F., Sievers, C., Magurran, A.E., 2014. Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science* (80-.). 344, 296–299. <https://doi.org/10.1126/science.1248484>

- Duarte, C.M., 2002. The future of seagrass meadows. *Environ. Conserv.* 29, 192–206.
- Duarte, C.M., Chiscano, C.L., 1999. Seagrass biomass and production: a reassessment. *Aquat. Bot.* 65, 159–174. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(99\)00038-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00038-8)
- Duarte, C.M., Middelburg, J.J., Caraco, N., 2005. Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle. *Biogeosciences*, 2, 1–8.
- Duarte, C.M., Sand-Jensen, K., 1990. Seagrass colonization: biomass development and shoot demography in *Cymodocea nodosa* patches. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Oldend. 67, 93–103.
- Dubois, S., 2012. Composition et transfert trophique de la matière organique particulaire dans le bassin d'Arcachon. Université BORDEAUX 1.
- Duffy, J.E., 2006. Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 311, 233–250.
- Duffy, J.E., Reynolds, P.L., Boström, C., Coyer, J.A., Cusson, M., Donadi, S., Douglass, J.G., Eklöf, J.S., Engelen, A.H., Eriksson, B.K., 2015. Biodiversity mediates top–down control in eelgrass ecosystems: a global comparative-experimental approach. *Ecol. Lett.* 18, 696–705.
- Edgar, G.J., Shaw, C., Watson, G.F., Hammond, L.S., 1994. Comparisons of species richness, size-structure and production of benthos in vegetated and unvegetated habitats in Western Port, Victoria. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 176, 201–226. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(94\)90185-6](https://doi.org/10.1016/0022-0981(94)90185-6)
- El Asri, F., Martin, D., Tamsouri, M.-N.N., Errhif, A., Maanan, M., Malouli Idrissi, M., Zidane, H., Idrissi, M.M., Zidane, H., 2019. Spatial and temporal variability in distribution, diversity, and structure of the polychaete assemblages from Dakhla Bay (Atlantic coast of South Morocco). *Mar. Biodivers.* 49, 1271–1281. <https://doi.org/10.1007/s12526-018-0910-9>
- El Asri, F., Martin, D., Errhif, A., Tamsouri, M.N., Maanan, M., Zidane, H., 2020. Community Structure and Spatial Patterns of Soft-Bottom Macrozoobenthos in Oualidia Lagoon, Moroccan Atlantic. *Thalass. An Int. J. Mar. Sci.* <https://doi.org/10.1007/s41208-020-00263-3>

- Fonseca, M.S., Bell, S.S., 1998. Influence of physical setting on seagrass landscapes near Beaufort, North Carolina, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 171, 109–121. <https://doi.org/10.3354/meps171109>
- Forchino, A., Borja, A., Brambilla, F., Rodríguez, J.G., Muxika, I., Terova, G., Saroglia, M., 2011. Evaluating the influence of off-shore cage aquaculture on the benthic ecosystem in Alghero Bay (Sardinia, Italy) using AMBI and M-AMBI. *Ecol. Indic.* 11, 1112–1122.
- Fredriksen, S., de Backer, A., Boström, C., Christie, H., 2010. Infauna from *Zostera marina* L. meadows in Norway. Differences in vegetated and unvegetated areas. *Mar. Biol. Res.* 6, 189–200. <https://doi.org/10.1080/17451000903042461>
- Freestone, A.L., Osman, R.W., 2011. Latitudinal variation in local interactions and regional enrichment shape patterns of marine community diversity. *Ecology* 92, 208–217. <https://doi.org/10.1890/09-1841.1>
- Gamito, S., Furtado, R., 2009. Feeding diversity in macroinvertebrate communities: A contribution to estimate the ecological status in shallow waters. *Ecol. Indic.* 9, 1009–1019.
- Ganthy, F., Sottolichio, A., Verney, R., 2013. Seasonal modification of tidal flat sediment dynamics by seagrass meadows of *Zostera noltii* (Bassin d’Arcachon, France). *J. Mar. Syst.* 109–110, S233–S240. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2011.11.027>
- Gaston, K.J., 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405, 220–227. <https://doi.org/10.1038/35012228>
- Gattuso, J.-P., Magnan, A., Billé, R., Cheung, W.W.L., Howes, E.L., Joos, F., Allemand, D., Bopp, L., Cooley, S.R., Eakin, C.M., 2015. Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO₂ emissions scenarios. *Science* (80). 349.
- Geawhari, M.A., Huff, L., Mhammdi, N., Trakadas, A., Ammar, A., 2014. Spatial-temporal distribution of salinity and temperature in the Oued Loukkos estuary, Morocco: using vertical salinity gradient for estuary classification. *Comput. Stat.* 3, 1–9. <https://doi.org/10.1186/2193-1801-3-643>
- Gesteira, J.L.G., Dauvin, J.-C., 2000. Amphipods are good bioindicators of the impact of oil spills on soft-bottom macrobenthic communities. *Mar. Pollut. Bull.* 40, 1017–1027.

- Glémarec, M., 1986. Ecological impact of an oil spill: utilization of biological indicators. *Water Sci. Technol.* 18, 203–211.
- Glemarec, M., Hily, C., 1981. Perturbations Apportées a la macrofaune benthique de la Baie de Concarneau par les effluents urbains et portuaires. *Acta Oecol.* 2, 139–150.
- González-Ortegón, E., Baldó, F., Arias, A., Cuesta, J.A., Fernández-Delgado, C., Vilas, C., Drake, P., 2015. Freshwater scarcity effects on the aquatic macrofauna of a European Mediterranean-climate estuary. *Sci. Total Environ.* 503–504, 213–221. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.06.020>
- Gower, J.C., 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53, 325–338.
- Grall, J., Glémarec, M., 1997. Using biotic indices to estimate macrobenthic community perturbations in the Bay of Brest. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 44, 43–53.
- Gray, J.S., Clarke, K.R., Warwick, R.M., Hobbs, G., 1990. Detection of initial effects of pollution on marine benthos: an example from the Ekofisk and Eldfisk oilfields, North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 285–299.
- Green, E.P., Short, F.T., 2003. World atlas of seagrasses. *Choice Rev. Online* 41, 41-3160-41–3160. <https://doi.org/10.5860/choice.41-3160>
- Halpern, B.S., Frazier, M., Potapenko, J., Casey, K.S., Koenig, K., Longo, C., Lowndes, J.S., Rockwood, R.C., Selig, E.R., Selkoe, K.A., 2015. Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world’s ocean. *Nat. Commun.* 6, 1–7.
- Hammada, S., 2007. Etudes sur la végétation des zones humides du Maroc: Catalogue et analyse de la biodiversité floristique et identification es principaux groupement végétaux. Université Mohammed V-Agdal, Faculté des Sciences, Rabat.
- Hartog, C. Den, Kuo, J., 2005. Taxonomy and biogeography of seagrasses, in: *Ecology*. pp. 1–23. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2983-7_1
- Heck, K.L.J., Hays, G., Orth, R.J., 2003. Marine Ecology Progress Series. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Mar Ecol Prog Ser 253, 123–136.

- Hemminga, M.A., Duarte, C.M., 2000. Seagrass Ecology. Cambridge Univ. Press. Cambridge 71, 79–80. [https://doi.org/10.1016/s0304-3770\(01\)00171-1](https://doi.org/10.1016/s0304-3770(01)00171-1)
- Hendriks, I.E., Bouma, T.J., Morris, E.P., Duarte, C.M., 2010. Effects of seagrasses and algae of the *Caulerpa* family on hydrodynamics and particle-trapping rates. *Mar. Biol.* 157, 473–481.
- Hilmi, K., Orbi, A., Lakhdar Idrissi, J., Sarf, F., Chagdali, M., 2000. Etude courantologique descriptive de la lagune de sidi moussa (printemps 1997). *Actes Colloq. Hydrodyn. Mar.* 02 2, 1–6.
- Hilmi, K., Orbi, A., Lakhdar, J., Sarf, F., Chagdali, M., 2002. Etude courantologique descriptive de la lagune de Sidi Moussa (Printemps 1997). *Actes Colloq. Hydrodyn. Mar.* 02 1, 1–6.
- Hilmi, K., Koutitonsky, V.G., Orbi, A., Lakhdar, J.I., Chagdali, M., 2005. Oualidia lagoon, Morocco: An estuary without a river. *African J. Aquat. Sci.* 30, 1–10. <https://doi.org/10.2989/16085910509503828>
- Hilmi, K., Orbi, A., Makaoui, A., Bouksim, H., Idrissi, M., Ettahiri, O., Benyounes, A., Ait Chattou, M., 2017. Circulation Marine De La Baie De Dakhla (Sud Du Maroc) Par Modèle Hydrodynamique 2d. *Eur. Sci. J.* 13, 68–82. <https://doi.org/10.19044/esj.2017.v13n9p68>
- Hily, C., 1984. Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hyper-trophiques de la rade de Brest. Thèse d’Etat, Univ. Bretagne Occident. 696 pp.
- Hily, C., Bouteille, M., 1999a. Modifications of the specific diversity and feeding guilds in an intertidal sediment colonized by an eelgrass meadow, C. Hily 1999.pdf. *C.R.Acad.Sci. Paris, Sci. la vie* 322, 1121–1131.
- Hily, C., Bouteille, M., 1999b. Modifications of the specific diversity and feeding guilds in an intertidal sediment colonized by an eelgrass meadow (*Zostera marina*) (Brittany, France). *Comptes Rendus l’Académie des Sci. - Ser. III - Sci. la Vie* 322, 1121–1131. [https://doi.org/10.1016/s0764-4469\(99\)00112-2](https://doi.org/10.1016/s0764-4469(99)00112-2)
- Hindell, J.S., Jenkins, G.P., Keough, M.J., 2001. Spatial and temporal variability in the effects of fish predation on macrofauna in relation to habitat complexity and cage effects. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 224, 231–250. <https://doi.org/10.3354/meps224231>

- Holmer, M., Wildish, D., Hargrave, B., 2005. Organic enrichment from marine finfish aquaculture and effects on sediment biogeochemical processes, in: *Environmental Effects of Marine Finfish Aquaculture*. Springer, pp. 181–206.
- Hortal, J., Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Rodríguez, M.Á., Baselga, A., Nogués-Bravo, D., Rangel, T.F., Hawkins, B.A., Lobo, J.M., 2011. Ice age climate, evolutionary constraints and diversity patterns of european dung beetles. *Ecol. Lett.* 14, 741–748. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01634.x>
- Hulthe, G., Hulth, S., Hall, P.O.J., 1998. Effect of oxygen on degradation rate of refractory and labile organic matter in continental margin sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta* 62, 1319–1328.
- Idrissi, J.L., Orbi, A., Zidane, F., Hilmi, K., Sarf, F., Massik, Z., Makaoui, A., Lakhdar Idrissi, J., Orbi, A., Zidane, F., Hilmi, K., Sarf, F., Makaoui, A., Massik, Z., 2004. Organization and functioning of a Moroccan ecosystem: Khnifiss lagoon. *J. water Sci.* 17, 447–462. <https://doi.org/10.7202/705542ar>
- Jacquard, P., 1980. Stratégies adaptatives chez les végétaux; aspects démographiques et niveaux d'étude (organe, individu, population, espèce). *Rech. d'Ecologie Théorique les Strat. Adapt. Actes du Coll. d'Ecologie théorique, ENS, Paris* 159–191.
- Jagtap, T.G., Komarpant, D.S., Rodrigues, R.S., 2003. Status of a seagrass ecosystem: an ecologically sensitive wetland habitat from India. *Wetlands* 23, 161–170.
- Kalloul, S., Hamid, W., Maanan, M., Robin, M., Sayouty, E.H., 2012. Source Contributions to Heavy Metal Fluxes into the Loukous Estuary (Moroccan Atlantic Coast). *J. Coast. Res.* 28, 174–183. <https://doi.org/10.2307/41332000>
- Kinlock, N.L., Prowant, L., Herstoff, E.M., Foley, C.M., Akin-Fajiye, M., Bender, N., Umarani, M., Ryu, H.Y., Şen, B., Gurevitch, J., 2018. Explaining global variation in the latitudinal diversity gradient: Meta-analysis confirms known patterns and uncovers new ones. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27, 125–141. <https://doi.org/10.1111/geb.12665>

- Klumpp, D.W., Kwak, S.N., 2005. Composition and abundance of benthic macrofauna of a tropical sea-grass bed in North Queensland, Australia. *Pacific Sci.* 59, 541–560. <https://doi.org/10.1353/psc.2005.0046>
- Kröncke, I., 2006. Structure and function of macrofaunal communities influenced by hydrodynamically controlled food availability in the Wadden Sea, the open North Sea, and the Deep-sea. A synopsis. *Senckenbergiana Maritima* 36, 123–164. <https://doi.org/10.1007/BF03043725>
- Kuo, J., Den Hartog, C., 2007. Seagrass morphology, anatomy, and ultrastructure, in: *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, pp. 51–87.
- Labrune, C., Amouroux, J.M., Sarda, R., Dutrieux, E., Thorin, S., Rosenberg, R., Grémare, A., 2006. Characterization of the ecological quality of the coastal Gulf of Lions (NW Mediterranean). A comparative approach based on three biotic indices. *Mar. Pollut. Bull.* 52, 34–47.
- Lamrini, A., Arid, H., Meziani, A., 2007. Contribution à l'étude du potentiel aquacole de la lagune de Moulay Bouselham (MAROC) à l'aide de la télédétection et d'un système d'information géographique. *Télédétection* 7, 111–127.
- Landis, J.R., Koch, G.G., 1977. The measurement of observer agreement for categorical data. *Biometrics* 159–174.
- Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M., 2006. Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation. *Seagrasses Biol. Ecol. Conserv.* 1–691. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2983-7>
- Lavesque, N., Blanchet, H., de Montaudouin, X., 2009. Development of a multimetric approach to assess perturbation of benthic macrofauna in *Zostera noltii* beds. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 368, 101–112. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.09.017>
- Lebart, L., 1982. *Traitement des données statistiques*.
- Lee, S.Y., Fong, C.W., Wu, R.S.S.S., 2001. The effects of seagrass (*Zostera japonica*) canopy structure on associated fauna: a study using artificial seagrass units and sampling of natural beds. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 259, 23–50. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00221-0](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00221-0)

- Lefrere, L., Ouassas, M., Guillois, B., Gillet, P., Moukrim, A., 2015. Macrobenthic community structure of soft-bottom sediments in the Khnifiss lagoon, South of Morocco. *J. Mater. Environ. Sci.* 6, 3226–3235.
- Legendre, P., 1993. Spatial Autocorrelation: Trouble or New Paradigm? *Ecology* 74, 1659–1673. <https://doi.org/10.2307/1939924>
- Legendre, P., Legendre, L., 2012. *Numerical ecology*. Elsevier.
- Lejeusne, C., Chevaldonné, P., Pergent-Martini, C., Boudouresque, C.F., Pérez, T., 2010. Climate change effects on a miniature ocean: the highly diverse, highly impacted Mediterranean Sea. *Trends Ecol. Evol.* 25, 250–260.
- Lohrer, A.M., Thrush, S.F., Gibbs, M.M., 2004. Bioturbators enhance ecosystem function through complex biogeochemical interactions. *Nature* 431, 1092–1095.
- Lotze, H.K., Lenihan, H.S., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R.G., Kay, M.C., Kidwell, S.M., Kirby, M.X., Peterson, C.H., Jackson, J.B.C., 2006. Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science* (80). 312, 1806–1809.
- Maanan, M., 2008. Heavy metal concentrations in marine molluscs from the Moroccan coastal region. *Environ. Pollut.* 153, 176–183. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2007.07.024>
- Maanan, M., 2003. Étude sédimentologique du remplissage de la lagune de Sidi Moussa, Maroc.
- Maanan, Mehdi, Ruiz-Fernández, A.C., Maanan, Mohamed, Fattal, P., Zourarah, B., Sahabi, M., 2014. A long-term record of land use change impacts on sediments in Oualidia lagoon, Morocco. *Int. J. Sediment Res.* 29, 1–10. [https://doi.org/10.1016/S1001-6279\(14\)60017-2](https://doi.org/10.1016/S1001-6279(14)60017-2)
- MacArthur, R., 1970. Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theor. Popul. Biol.* 1, 1–11. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(70\)90039-0](https://doi.org/10.1016/0040-5809(70)90039-0)
- Magni, P., Como, S., Kamijo, A., Montani, S., 2017. Effects of *Zostera marina* on the patterns of spatial distribution of sediments and macrozoobenthos in the boreal lagoon of Furen (Hokkaido, Japan). *Mar. Environ. Res.* 131, 90–102. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.09.013>

- Mannino, A.M., Balistreri, P., Deidun, A., 2017. The Marine Biodiversity of the Mediterranean Sea in a Changing Climate: The Impact of Biological Invasions. *Mediterr. Identities - Environ. Soc. Cult.* 101–127. <https://doi.org/10.5772/intechopen.69214>
- Margules, C.R., Pressey, R.L., 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405, 243–253.
- Méndez, N., 2002. Annelid assemblages in soft bottoms subjected to human impact in the Urías estuary (Sinaloa, Mexico). *Oceanol. Acta* 25, 139–147.
- Mhamdi Alaoui, A., Choura, M., Maanan, M., Zourarah, B., Robin, M., Conceição, M.F., Andrade, C., Khalid, M., Carruesco, C., 2010. Metal fluxes to the sediments of the Moulay Bouselham lagoon, Morocco. *Environ. Earth Sci.* 61, 275–286. <https://doi.org/10.1007/s12665-009-0341-9>
- Michaelson, G.J., Ping, C.L., Jorgenson, M.T., 2011. Methane and carbon dioxide content in eroding permafrost soils along the Beaufort Sea coast, Alaska. *J. Geophys. Res. Biogeosciences* 116. <https://doi.org/10.1029/2010JG001387>
- Miloslavich, P., Klein, E., Díaz, J.M., Hernández, C.E., Bigatti, G., Campos, L., Artigas, F., Castillo, J., Penchaszadeh, P.E., Neill, P.E., Carranza, A., Retana, M. V., Díaz de Astarloa, J.M., Lewis, M., Yorio, P., Piriz, M.L., Rodríguez, D., Valentin, Y.Y., Gamboa, L., Martín, A., 2011. Marine biodiversity in the Atlantic and Pacific coasts of South America: Knowledge and gaps. *PLoS One* 6. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014631>
- Möllmann, C., Diekmann, R., 2012. Marine Ecosystem Regime Shifts Induced by Climate and Overfishing. A Review for the Northern Hemisphere. *Adv. Ecol. Res.* 47, 303–347. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-398315-2.00004-1>
- Morhit, M.E.L., Fekhaoui, M., Serghini, A., Yahyaoui, A., Jbilou, M., 2008. Impact de l'aménagement hydraulique sur la qualité des eaux et des sédiments de l'estuaire du Loukkos (côte atlantique , Maroc). *Bull. l'institut Sci.* 39–47.
- Mosbahi, N., Blanchet, H., Lavesque, N., Montaudouin, X. de, Dauvin, J.C., Neifar, L., 2017. Main Ecological Features of Benthic Macrofauna in Mediterranean and Atlantic Intertidal Eelgrass Beds: A Comparative Study. *J. Mar. Biol. Oceanogr.* 06. <https://doi.org/10.4172/2324-8661.1000174>

- Muxika, I., Borja, A., Bald, J., 2007. Using historical data, expert judgement and multivariate analysis in assessing reference conditions and benthic ecological status, according to the European Water Framework Directive. *Mar. Pollut. Bull.* 55, 16–29.
- Nagelkerken, I., Van Der Velde, G., 2004. A comparison of fish communities of subtidal seagrass beds and sandy seabeds in 13 marine embayments of a Caribbean island, based on species, families, size distribution and functional groups. *J. Sea Res.* 52, 127–147. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2003.11.002>
- Nakaoka, M., Lee, K.-S.S., Huang, X., Almonte, T., Bujang, J.S., Kiswara, W., Rappe, R.A., Yaakub, S.M., Prabhakaran, M.P., Ambo-Rappe, R., Yaakub, S.M., Prabhakaran, M.P., Hena, M.K.A., Rappe, R.A., Yaakub, S.M., Prabhakaran, M.P., 2010. Regional Comparison of the Ecosystem Services from Seagrass Beds in Asia. *Ecol. Res. Monogr.* 1–12. https://doi.org/10.1007/978-4-431-54783-9_20
- Newton, A., Icely, J., Cristina, S., Brito, A.C., Cardoso, A.C., Colijn, F., Riva, S.D., Gertz, F., Hansen, J.W., Holmer, M., Ivanova, K., Leppäkoski, E., Canu, D.M., Mocenni, C., Mudge, S., Murray, N., Pejrup, M., Razinkovas, A., Reizopoulou, S., Pérez-Ruzafa, A., Schernewski, G., Schubert, H., Carr, L., Solidoro, C., Viaroli, P., Zaldívar, J.M., 2014. An overview of ecological status, vulnerability and future perspectives of European large shallow, semi-enclosed coastal systems, lagoons and transitional waters. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 140, 95–122. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.05.023>
- Olabarria, C., Urgorri, V., Troncoso, J.S., 1998. An analysis of the community structure of subtidal and intertidal benthic mollusks of the Inlet of Baño (Ría de Ferrol) (northwestern Spain). *Am. Malacol. Bull.* 14, 103–120.
- Olsen, J.L., Rouzé, P., Verhelst, B., Lin, Y.-C., Bayer, T., Collen, J., Dattolo, E., De Paoli, E., Dittami, S., Maumus, F., 2016. The genome of the seagrass *Zostera marina* reveals angiosperm adaptation to the sea. *Nature* 530, 331–335.
- Orbi, A., 1998. Hydrologie et hydrodynamique des cotes marocaines: milieux paraliques et zones cotières. Royaume du Maroc.
- Orbi, A., Dafir, J.M., Berraho, A., Sarf, F., 1995. Étude pluridisciplinaire de la baie de Dakhla. *Rapp. interne, Inst. Sci. des Pêches Marit. Roy. du Maroc* 86, 26.

- Orbi, A., Nemmaoui, M., 1992. Wind fluctuation and upwelling variability along Moroccan Atlantic coast.
- Orth, R.J., Carruthers, T.J.B., Dennison, W.C., Duarte, C.M., Fourqurean, J.W., Heck, K.L., Hughes, A.R., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Olyarnik, S., 2006. A global crisis for seagrass ecosystems. *Bioscience* 56, 987–996.
- Ouisse, V., 2010. Production primaire et respiration des communautés d’herbiers à zostères: rôle dans le cycle carbone en milieu côtier.
- Paganelli, D., Forni, G., Marchini, A., Mazziotti, C., Occhipinti-Ambrogi, A., 2011. Critical appraisal on the identification of reference conditions for the evaluation of ecological quality status along the Emilia-Romagna coast (Italy) using M-AMBI. *Mar. Pollut. Bull.* 62, 1725–1735.
- Panayotidis, P., Boudouresque, C.F., Marcot-Coqueugniot, J., 1981. Microstructure de l’herbier de *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile. *Bot. Mar.* 24, 115–124. <https://doi.org/10.1515/botm.1981.24.3.115>
- Patrício, J., Neto, J.M., Teixeira, H., Salas, F., Marques, J.C., 2009. The robustness of ecological indicators to detect long-term changes in the macrobenthos of estuarine systems. *Mar. Environ. Res.* 68, 25–36.
- Pérez-Ruzafa, A., Marcos, C., Pérez-Ruzafa, I.M., 2011a. Mediterranean coastal lagoons in an ecosystem and aquatic resources management context. *Phys. Chem. Earth* 36, 160–166. <https://doi.org/10.1016/j.pce.2010.04.013>
- Pérez-Ruzafa, A., Marcos, C., Pérez-Ruzafa, I.M., Pérez-Marcos, M., 2011b. Coastal lagoons: “transitional ecosystems” between transitional and coastal waters. *J. Coast. Conserv.* 15, 369–392. <https://doi.org/10.1007/s11852-010-0095-2>
- Pérez, M., 1989. Fanerógamas marinas en sistemas estuáricos: Producción, factores limitantes y algunos aspectos del ciclo de nutrientes. Univ. Barcelona, Barcelona.
- Pergent, G., Pergent-Martini, C., Boudouresque, C.-F., 1995. Utilisation de l’herbier a *Posidonia oceanica* comme indicateur biologique de la qualité du milieu littoral en méditerranée: état des connaissances. *Mésogée* 54, 3–27.

- Piacenza, S.E., Barner, A.K., Benkwitt, C.E., Boersma, K.S., Cerny-Chipman, E.B., Ingeman, K.E., Kindinger, T.L., Lee, J.D., Lindsley, A.J., Reimer, J.N., Rowe, J.C., Shen, C., Thompson, K.A., Thurman, L.L., Heppell, S.S., 2015. Patterns and variation in benthic biodiversity in a large marine ecosystem. *PLoS One* 10, 1–23. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135135>
- Pielou, E.C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theor. Biol.* 13, 131–144.
- Pinot, J.-P., 1998. La gestion du littoral. Institut océanographique.
- Pinto, R., Patrício, J., Baeta, A., Fath, B.D., Neto, J.M.J.M., Marques, J.C.J.C., 2009. Review and evaluation of estuarine biotic indices to assess benthic condition. *Ecol. Indic.* 9, 1–25. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.01.005>
- Plus, M., Deslous-Paoli, J.M., Auby, I., Dagault, F., 2001. Factors influencing primary production of seagrass beds (*Zostera noltii* Hornem.) in the Thau lagoon (French Mediterranean coast). *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 259, 63–84. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00223-4](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00223-4)
- Ponsero, A., Lemaou, P., 2011. Estimation de la consommation de la macrofaune invertébrée benthique par les oiseaux d'eau en baie de saint-brieuc (France). *Rev. d'Ecologie (La Terre la Vie)* 66, 383–398.
- Pouzet, P., Maanan, M., 2020. Temporal approaches of historical extreme storm events based on sedimentological archives. *J. African Earth Sci.* 162, 103710. <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2019.103710>
- Pratt, D.R., Pilditch, C.A., Lohrer, A.M., Thrush, S.F., 2014. The effects of short-term increases in turbidity on sandflat microphytobenthic productivity and nutrient fluxes. *J. Sea Res.* 92, 170–177. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.07.009>
- Qinghong, L., 1995. A model for species diversity monitoring at community level and its applications. *Environ. Monit. Assess.* 34, 271–287. <https://doi.org/10.1007/BF00554798>

- Qiu, D., Yan, J., Ma, X., Gao, F., Wang, F., Wen, L., Bai, J., Cui, B., 2019. How vegetation influence the macrobenthos distribution in different saltmarsh zones along coastal topographic gradients. *Mar. Environ. Res.* 151, 104767. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.104767>
- Qninba, A., Benhoussa, A., Hammada, S., Azeroual, A., 2003. Fiche descriptive sur les zones humides Ramsar (FDR).
- Quensière, J., Bénech, V., 1983. Stratégies d'échantillonnage en écologie.
- Quintino, V., Elliott, M., Rodrigues, A.M., 2006. The derivation, performance and role of univariate and multivariate indicators of benthic change: case studies at differing spatial scales. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 330, 368–382. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.12.040>
- Rafik, M., 1991. Etude comparative d'élevage de palourde dans la lagune de Sidi Moussa. IAV. Hassan II, Rabat.
- Reise, K., Herre, E., Sturm, M., 1994. Biomass and abundance of macrofauna in intertidal sediments of Königshafen in the northern Wadden Sea. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 48, 201–215. <https://doi.org/10.1007/BF02367036>
- Reiss, H., Kröncke, I., 2005. Seasonal variability of benthic indices: an approach to test the applicability of different indices for ecosystem quality assessment. *Mar. Pollut. Bull.* 50, 1490–1499.
- Renaud, P.E., Webb, T.J., Bjørgesaeter, A., Karakassis, I., Kędra, M., Kendall, M.A., Labruno, C., Lampadariou, N., Somerfield, P.J., Włodarska-Kowalczyk, M., Vanden Berghe, E., Claus, S., Aleffi, I.F., Amouroux, J.M., Bryne, K.H., Cochrane, S.J., Dahle, S., Degraer, S., Denisenko, S.G., Deprez, T., Dounas, C., Fleischer, D., Gil, J., Grémare, A., Janas, U., Mackie, A.S.Y., Palerud, R., Rumohr, H., Sardá, R., Speybroeck, J., Taboada, S., Van Hoey, G., Węślawski, J.M., Whomersley, P., Zettler, M.L., 2009. Continental-scale patterns in benthic invertebrate diversity: Insights from the MacroBen database. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 382, 239–252. <https://doi.org/10.3354/meps07963>

- Robert, K., Jones, D.O.B., Huvenne, V.A.I., 2014. Megafaunal distribution and biodiversity in a heterogeneous landscape: The iceberg-scoured Rockall Bank, NE Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 501, 67–88. <https://doi.org/10.3354/meps10677>
- Rosenberg, D.M., 1993. Introduction to freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates. *Freshw. biomonitoring benthic macroinvertebrates* 1–9.
- Rosenberg, R., Blomqvist, M., Nilsson, H.C., Cederwall, H., Dimming, A., 2004. Marine quality assessment by use of benthic species-abundance distributions: a proposed new protocol within the European Union Water Framework Directive. *Mar. Pollut. Bull.* 49, 728–739. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.05.013>
- Roy, K., Jablonski, D., Valentine, J.W., 2000. Dissecting latitudinal diversity gradients: Functional groups and clades of marine bivalves. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 267, 293–299. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.0999>
- Saad, Z., Orbi, A., Abouabdellah, R., Saad, A., Oudra, B., 2013. Impact of economic development on the dynamics of phytoplankton and physic - chemical quality of Dakhla Bay (South of Morocco). *South Asian J. Exp. Biol.* 3, 274–287.
- Salas, F., Marcos, C., Neto, J.M., Patrício, J., Pérez-Ruzafa, A., Marques, J.C., 2006. User-friendly guide for using benthic ecological indicators in coastal and marine quality assessment. *Ocean Coast. Manag.* 49, 308–331.
- Sandberg, J., Andersson, A., Johansson, S., Wikner, J., 2004. Pelagic food web structure and carbon budget in the northern Baltic Sea: Potential importance of terrigenous carbon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 268, 13–29. <https://doi.org/10.3354/meps268013>
- Sanmartín, I., 2006. Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach, 7th edition. *Syst. Biol.* 55, 361–363. <https://doi.org/10.1080/10635150500541581>
- Sebens, K.P., 1991. Habitat structure and community dynamics in marine benthic systems. *Habitat Struct.* 211–234. https://doi.org/10.1007/978-94-011-3076-9_11
- Sheridan, P., 1997. Benthos of adjacent mangrove, seagrass and non-vegetated habitats in Rookery Bay, Florida, U.S.A. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 44, 455–469. <https://doi.org/10.1006/ecss.1996.0125>

- Shin, P.K.S., Huang, Z.G., Wu, R.S.S., 2004. An updated baseline of subtropical macrobenthic communities in Hong Kong. *Mar. Pollut. Bull.* 49, 128–135. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.03.018>
- Short, F.T., Carruthers, T.J.B., Dennison, W.C., Waycott, M., 2007. Global seagrass distribution and diversity: A bioregional model. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 350, 3–20. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.012>
- Silberberger, M.J., Renaud, P.E., Buhl-Mortensen, L., Ellingsen, I.H., Reiss, H., 2019. Spatial patterns in sub-Arctic benthos: multiscale analysis reveals structural differences between community components. *Ecol. Monogr.* 89, 1–24. <https://doi.org/10.1002/ecm.1325>
- Simboura, N., Tzapakis, M., Pavlidou, A., Assimakopoulou, G., Pagou, K., Kontoyannis, H., Zeri, C., Krasakopoulou, E., Rousselaki, E., Katsiaras, N., 2015. Assessment of the environmental status in Hellenic coastal waters (Eastern Mediterranean): from the Water Framework Directive to the Marine Strategy Water Framework Directive. *Mediterr. Mar. Sci.* 16, 46–64.
- Simboura, N., Zenetos, A., 2002. Benthic indicators to use in ecological quality classification of Mediterranean soft bottom marine ecosystems, including a new biotic index. *Mediterr. Mar. Sci.* 3, 77–111. <https://doi.org/10.12681/mms.249>
- Snelgrove, P.V.R., 1998. The biodiversity of macrofaunal organisms in marine sediments. *Biodivers. Conserv.* 7, 1123–1132. <https://doi.org/10.1023/A:1008867313340>
- Snoussi, M., 1980. Géochimie et minéralogie des sédiments fins de l'estuaire du Loukkos (côte atlantique marocaine). Contribution à l'étude d'un écosystème estuarien. DES 3ème Cycle, Univ. Mohammed V, Fac. Sci. Rabat.
- Soininen, J., Lennon, J.J., Hillebrand, H., 2007. A multivariate analysis of beta diversity across organisms and environments. *Ecology* 88, 2830–2838. <https://doi.org/10.1890/06-1730.1>
- Souza, G.B.G., Vianna, M., 2020. Fish-based indices for assessing ecological quality and biotic integrity in transitional waters: A systematic review. *Ecol. Indic.* 109, 105665. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105665>

- Spalding, M., Taylor, M., Ravilious, C., Short, F.T., Green, E.P., 2003. Global overview: The distribution and status of seagrasses. In: Green, E.P., Short, F.T. (Eds.), *World Atlas of Seagrasses.*, in: *World Atlas of Seagrasses*. UNEP World Conservation Monitoring Centre. University of California Press, Berkeley, USA, pp. 5–27.
- Stoner, A.W., 1980. The role of seagrass biomass in the organization of benthic macrofaunal assemblages. *Bull. Mar. Sci.* 30, 537–551.
- Svenning, J.C., Skov, F., 2007. Could the tree diversity pattern in Europe be generated by postglacial dispersal limitation? *Ecol. Lett.* 10, 453–460. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01038.x>
- Tanner, E.V.J., 2005. Edge effects on fauna in fragmented seagrass meadows. *Austral Ecol.* 30, 210–218. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2005.01438.x>
- Thomsen, M.S., Altieri, A.H., Angelini, C., Bishop, M.J., Gribben, P.E., Lear, G., He, Q., Schiel, D.R., Silliman, B.R., South, P.M., Watson, D.M., Wernberg, T., Zotz, G., 2018. Secondary foundation species enhance biodiversity. *Nat. Ecol. Evol.* <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0487-5>
- Thrush, S., Dayton, P., Cattaneo-Vietti, R., Chiantore, M., Cummings, V., Andrew, N., Hawes, I., Kim, S., Kvitck, R., Schwarz, A.M., 2006. Broad-scale factors influencing the biodiversity of coastal benthic communities of the Ross Sea. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 53, 959–971. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.02.006>
- Touhami, F., Bazairi, H., Badaoui, B., Benhoussa, A., 2017a. The impact of wader predation on benthic macrofauna in Merja Zerga lagoon, Morocco: An enclosure experiment. *Wader Study* 124, 225–237. <https://doi.org/10.18194/ws.00093>
- Touhami, F., Bazairi, H., Badaoui, B., Bououarour, O., Benhoussa, A., 2017b. Merja Zerga lagoon: study of the functional structure and bioassessment of the ecological quality of benthic communities. *J. Mater. Environ. Sci.* 8, 4591–4599. <https://doi.org/10.26872/jmes.2017.8.12.885>
- Touhami, F., Bazairi, H., Badaoui, B., Benhoussa, A., 2018. Vertical Distribution of Benthic Macrofauna in Intertidal Habitats Frequented by Shorebirds at Merja Zerga Lagoon.

Thalassas 34, 255–265. <https://doi.org/10.1007/s41208-017-0059-5>

Touhami, F., Bazairi, H., Badaoui, B., Morabbi, A., Benhoussa, A., Feirouz, T., Hocein, B., Bouabid, B., Ali, M., Abdelaziz, B., Touhami, F., Bazairi, H., Badaoui, B., Morabbi, A., Benhoussa, A., 2019. Structure and spatial organization of macrobenthic fauna of intertidal habitats frequented by wintering shorebirds at Merja Zerga lagoon (Moroccan Ramsar Site). *Cah. Biol. Mar.* 60, 41–50. <https://doi.org/10.21411/CBM.A.26046E89>

Tu Do, V., de Montaudouin, X., Blanchet, H., Lavesque, N., 2012. Seagrass burial by dredged sediments: Benthic community alteration, secondary production loss, biotic index reaction and recovery possibility. *Mar. Pollut. Bull.* 64, 2340–2350. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.08.025>

Tu Do, V., de Montaudouin, X., Lavesque, N., Blanchet, H., Guyard, H., 2011. Seagrass colonization: Knock-on effects on zoobenthic community, populations and individual health. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 95, 458–469. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.10.022>

Underwood, A.J., 1996. Detection, interpretation, prediction and management of environmental disturbances: some roles for experimental marine ecology. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 200, 1–27.

Valle, M., Chust, G., del Campo, A., Wisz, M.S., Olsen, S.M., Garmendia, J.M., Borja, Á., 2014. Projecting future distribution of the seagrass *Zostera noltii* under global warming and sea level rise. *Biol. Conserv.* 170, 74–85. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.12.017>

van Lent, F., Nienhuis, P.H., Verschuure, J.M., 1991. Production and biomass of the seagrasses *Zostera noltii* Hornem. and *Cymodecea nodosa* (Ucria) Aschers. at the Banc d'Arguin (Mauritania, NW Africa): a preliminary approach. *Aquat. Bot.* 41, 353–367. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(91\)90053-8](https://doi.org/10.1016/0304-3770(91)90053-8)

Villersi, D., Squilbin, M., 2005. Qualité physicochimique et chimique des eaux. Fiche 2, 16.

Walker, B.K., 2012. Spatial analyses of benthic habitats to define coral reef ecosystem regions and potential biogeographic boundaries along a latitudinal gradient. *PLoS One* 7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030466>

Warwick, R., Emblow, C., Féral, J.-P., Hummel, H., Van Avesaath, P.H., Heip, C.H.R., 2003.

European marine biodiversity research sites.

Waycott, M., Duarte, C.M., Carruthers, T.J.B., Orth, R.J., Dennison, W.C., Olyarnik, S., Calladine, A., Fourqurean, J.W., Heck, K.L., Hughes, A.R., 2009. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 12377–12381.

Wentworth, C.K., 1922. A Scale of Grade and Class Terms for Clastic Sediments Author. *J. Geol.* 30, 377–392. <https://doi.org/10.1086/622910>

Whitfield, A.K., 2017. The role of seagrass meadows, mangrove forests, salt marshes and reed beds as nursery areas and food sources for fishes in estuaries. *Rev. Fish Biol. Fish.* 27, 75–110. <https://doi.org/10.1007/s11160-016-9454-x>

Willig, M.R., Kaufman, D.M., Stevens, R.D., 2003. Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 273–309. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.012103.144032>

Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B.C., Lotze, H.K., Micheli, F., Palumbi, S.R., 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* (80). 314, 787–790.

Worm, B., Sandow, M., Oschlies, A., Lotze, H.K., Myers, R.A., 2005. Ecology: Global patterns of predator diversity in the open oceans. *Science* (80). 309, 1365–1369. <https://doi.org/10.1126/science.1113399>

Wright, J.P., Jones, C.G., 2006. The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: Progress, limitations, and challenges. *Bioscience* 56, 203–209. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)056\[0203:TCCOAE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)056[0203:TCCOAE]2.0.CO;2)

Zajac, R.N., Lewis, R.S., Poppe, L.J., Twichell, D.C., Vozarik, J., DiGiacomo-Cohen, M.L., 2003. Responses of infaunal populations to benthoscape structure and the potential importance of transition zones. *Limnol. Oceanogr.* 48, 829–842. <https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.2.0829>

Résumé

Les herbiers marins remplissent des fonctions trophiques et structurales importantes dans les écosystèmes côtiers où elles existent. Ce travail de recherche a pour objectif de fournir pour la première fois des connaissances précises sur les herbiers de *Zostera noltei* Hornemann ainsi que les communautés benthiques associés qui colonisent les habitats intertidaux de six écosystèmes semi-fermés le long des côtes atlantiques marocaines, en l'occurrence les lagunes de Merja Zerga, Oualidia, Sidi Moussa et Khnifiss, l'estuaire de Sebou et la baie de Dakhla. Nos résultats ont montré que les herbiers *Z. noltei* présentent une variabilité dans les caractères morphométriques et biométriques entre les sites. Cette variabilité est conditionnée par différents paramètres sédimentaires et physicochimiques. Ces herbiers jouent un rôle structurant de l'abondance et de la biomasse des communautés benthiques en les comparant avec les substrats nus avoisinants. Les assemblages faunistiques associés au *Z. noltei* change de manière significative entre les sites. Différents processus, intervenant à des échelles spatiales différentes, expliquent les variations latitudinales de la diversité des communautés benthiques associés aux herbiers de *Z. noltei*. La qualité écologique des herbiers de *Z. noltei* au Maroc varient entre modérément à légèrement perturbée. En définitif, la gestion des herbiers de *Zostera noltei* au Maroc requiert une approche intégrée pour la conservation à grande échelle de la biodiversité dans de ces habitats clés qui continuent de souffrir de multiples menaces.

Mots- clés : Herbiers marins, Faune macrobenthique, Systèmes côtiers semi-fermés, Variation latitudinale, État écologique, Atlantique, Maroc

Abstract

Seagrass beds perform important trophic and structural functions in the coastal ecosystems where they exist. This research aims to provide for the first-time precise knowledge on *Zostera noltei* Hornemann seagrass beds and associated benthic communities that colonize intertidal habitats of six semi-enclosed ecosystems along the Moroccan Atlantic coast, namely Merja Zerga, Oualidia, Sidi Moussa and Khnifiss lagoons, Loukkos estuary and Dakhla bay. Our results showed that the *Z. noltei* meadows present variability in morphometric and biometric characters between sites. This variability is conditioned by different sedimentary and physicochemical parameters. These beds play a structuring role in the abundance and biomass of benthic communities by comparing them with the surrounding bare substrates. The faunal assemblages associated with *Z. noltei* change significantly between sites. Different processes operating at different spatial scales explain the latitudinal variations in the diversity of benthic communities associated with *Z. noltei* beds. The ecological quality of *Z. noltei* meadows in Morocco varies from moderately to slightly disturbed. Ultimately, management of *Zostera noltei* meadows in Morocco requires an integrated approach for large-scale conservation of biodiversity in these key habitats that continue to suffer from multiple threats.

Key Words: Seagrass beds, Benthic macrofauna, Semi-enclosed coastal systems, Latitudinal variation, Ecological status, Atlantic, Morocco