

N° d'ordre 3159

THESE

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

Structure de Recherche : Laboratoire de Biodiversité, Ecologie et Génome

Discipline : Biologie

Spécialité : Biodiversité, Ecologie et Conservation

Présentée et soutenue le : 05 décembre 2018 par :

Feirouz TOUHAMI

**Caractérisation des peuplements benthiques des habitats intertidaux
de Merja Zerga et leur utilisation par les limicoles hivernants**

JURY

Pr. Hassan JAZIRI	PES, Ecole Normale Supérieure, Université Mohammed V, Rabat.	Président
Pr. Abdelaziz BENHOUSSE	PES, Faculté des Sciences, Université Mohammed V, Rabat.	Directeur de Thèse
Dr. Laurent GODET	Chargé de recherche au CNRS, HDR, Université de Nantes.	Rapporteur
Pr. Hocein BAZAIRI	PES, Faculté des Sciences, Université Mohammed V, Rabat.	Examineur
Pr. Hamid RGUIBI IDRISSE	PES, Faculté des Sciences, Université Mohammed V, Rabat.	Examineur
Pr. Bouabid BADAOU	PH, Faculté des Sciences, Université Mohammed V, Rabat.	Examineur

Année Universitaire : 2018 - 2019



" IL ME SEMBLE QUE LE MONDE NATUREL EST LA PLUS GRANDE SOURCE D'EXCITATION ; LA PLUS GRANDE SOURCE DE BEAUTE VISUELLE ; LA PLUS GRANDE SOURCE D'INTERET INTELLECTUEL. C'EST LA PLUS GRANDE SOURCE DE TELLEMENT DE CHOSES DANS LA VIE QUI REND LA VIE DIGNE D'ETRE VECUE "

DAVID ATTENBOROUGH

Je dédie cette thèse

À mes très chers parents Monsieur Hassan TOUHAMI et Madame Rachida ELBAHLOULI

Ma source inépuisable de tendresse, d'amour, d'inspiration et de persévérance. Quoique je puisse dire et écrire, je ne pourrais exprimer ma grande affection, ma profonde reconnaissance et mon intense amour. En ce jour, j'espère réaliser l'un de vos rêves et être à la hauteur de vos espérances. Puisse Dieu tout puissant, vous préserver et vous accorder santé, longue vie et Bonheur.

À mes charmantes sœurs Souad et Halima

À mes très chers frères Youssef, Yassin et Mohammed

Aucune dédicace ne peut exprimer la profondeur des sentiments fraternels et d'amour, que j'éprouve à votre égard. Je vous dédie ce travail en témoignage de ma profonde affection et tendresse. Puisse dieu vous protéger, garder et renforcer notre fraternité et solidarité.

À mes adorables et merveilleux neveux et nièces (Adam, Ziyad, Wahiba, Nour-Houda, Fatima-Zohra...)

Ma source de bonheur, d'affection et d'amour inconditionnel. Vous êtes mes trésors les plus précieux. J'implore Dieu de vous réserver le meilleur avenir.

À tous les membres de ma famille

À tous mes amis

À tous les miens...

AVANT-PROPOS

Le présent travail de recherche a été réalisé au Laboratoire de Biodiversité, Ecologie et Génome de la Faculté des Sciences de Rabat, sous la direction du Professeur Abdelaziz BENHOUSSE. Il n'aurait pas pu être mené à bien sans la généreuse contribution et le soutien de nombreuses personnes auxquelles j'aimerais exprimer ma profonde gratitude et mes sincères remerciements.

Je tiens à remercier en premier lieu Professeur Mourad EL BELKACEMI, Doyen de la Faculté des Sciences de Rabat pour le soutien et l'intérêt exceptionnel qu'il accorde aux chercheurs et à la recherche scientifique au sein de cet établissement.

Je voudrais exprimer mes plus grands remerciements et ma gratitude hautement profonde à mon Directeur de thèse, Professeur Abdelaziz BENHOUSSE, Chef du Laboratoire Biodiversité, Ecologie et Génome de m'avoir proposé un sujet de recherche aussi intéressant et passionnant qui correspond parfaitement à mes espérances. Je le remercie également pour son soutien de haute qualité, ses orientations amplement pertinentes, sa rigueur, son investissement et sa 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. Ces quelques mots ne sont qu'une infime partie de ma profonde reconnaissance et ne peuvent suffire à remplir ma jarre de remerciements et d'éloges à son égard.

J'adresse mes vifs et sincères remerciements au Professeur Hassan JAZIRI, Directeur de L'Ecole Normale Supérieure de l'Université Mohammed V de Rabat qui me fait l'honneur d'être le Président du jury de ma soutenance de thèse. Je le remercie énormément pour l'intérêt qu'il a manifesté à l'égard de ce travail et je suis très heureuse de pouvoir bénéficier de ses remarques et commentaires qui seront d'une grande utilité dans ma carrière scientifique.

J'adresse mes plus vifs remerciements à Monsieur Hocein BAZAIRI, Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat qui m'a initiée à l'écologie benthique en me faisant bénéficier de ses conseils pratiques sur la méthodologie de travail sur le terrain, de son savoir colossal sur les espèces benthiques de Merja Zerga et de ses commentaires et suggestions toujours pertinentes d'amélioration de mon travail de recherche. Je le remercie profondément et je suis très honorée qu'il ait bien voulu accepter de faire partie du jury de ma soutenance de thèse.

J'adresse mes remerciements les plus sincères à Monsieur Hamid RGUIBI IDRISSE, Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat pour ses conseils très constructifs, ses commentaires pertinents et les encouragements qu'il m'a prodigués au cours de mes années de recherche. Je tiens à lui exprimer toute ma reconnaissance aussi pour sa disponibilité et ses grandes qualités humaines d'écoute et d'attention. Je suis particulièrement heureuse qu'il fasse partie du jury de ma soutenance de thèse.

Je tiens à remercier chaleureusement Monsieur Bouabid BADAOU, Professeur à la Faculté des Sciences de Rabat pour son aide cruciale à la réalisation de ce travail en matière des analyses statistiques et d'utilisation du logiciel R. Je le remercie d'avoir suivi avec un grand intérêt ce travail en prenant toujours le temps de vérifier mes méthodes et mes articles. J'ai toujours bénéficié de son appui moral, sa modestie et ses conseils précieux. Il me fait le grand plaisir d'être membre du jury de ma soutenance.

Je tiens à remercier vivement Docteur Laurent GODET, HDR, Chargé de recherche au Centre national de la recherche scientifique CNRS, à l'Université de Nantes, d'accepter d'être rapporteur de cette thèse, de sa lecture très attentive et de ses commentaires et remarques précieuses.

Mes plus sincères remerciements vont également envers Professeur Lahcen CHILLASSE, Directeur de l'Ecole Supérieure de Technologie de Khénifra, de l'Université Moulay Ismaïl, d'avoir accepté de prendre le temps de relire cette thèse et d'en être rapporteur. Je le remercie pour ses commentaires et remarques pertinentes.

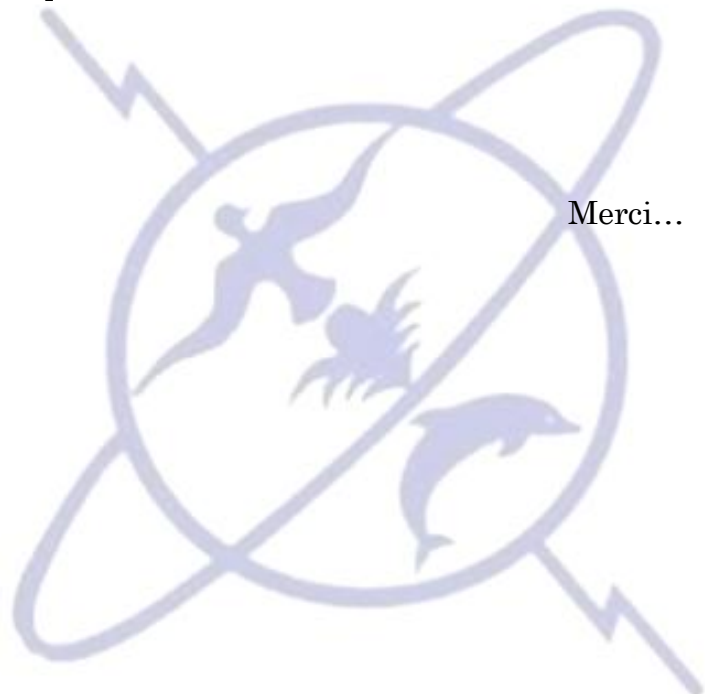
Je tiens à adresser un grand merci à Yvonne VERKUIL, Allert BIJLEVELD, Jackie CLARK et de nombreux autres anonymes reviewers pour leurs révisions, commentaires et suggestions qui ont considérablement amélioré et enrichi les manuscrits soumis pour la publication. Je voudrais également remercier les grands spécialistes Theunis PIERSMA et Mike PIENKOWSKI que j'ai eu l'occasion de rencontrer lors de ma participation à la conférence International 'International Wader Study Group' qui s'est tenu en Irlande en 2016 pour les conseils très enrichissants et les nombreux documents qu'ils ont partagés avec moi, ce qui a amplement enrichi mes idées, ma thèse et ma connaissance sur divers aspects de l'écologie benthique et l'ornithologie.

Je tiens à adresser également mes plus vifs remerciements à tous les professeurs du Laboratoire Biodiversité, Ecologie et Génome, en particulier Professeur Ouafae BERRADA-RKHAM, pour son appui moral, sa modestie et ses encouragements durant la réalisation de ce travail de recherche.

J'exprime aussi toute mon amitié et mes sincères remerciements à tous les thésards du Laboratoire Biodiversité, Ecologie et Génome qui n'ont jamais cessé de m'encourager au cours de la réalisation de ce travail. Je remercie Oussama BOUOUAROUR, Loubna BOUTAHAR, Loubna TIFAROUINE, Oussama BOUARAKIA, Reda ELKAMCHA, Soilam BOUTOUMIT, Imane RAHMOUNI, Halima LOUIZI, Hala AINOUE, 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. Mille Merci aussi à Ali MORABBI, thésard à l'Ecole Mohammedia d'Ingénieurs pour sa précieuse aide en matière d'utilisation des logiciels SIG. Je vous remercie tous de votre amitié, de l'ambiance dynamique et chaleureuse et je vous souhaite bonne chance et surtout un bon courage pour la suite !

J'adresse ma profonde reconnaissance à Monsieur Lahcen HSSINA, mon assistant de terrain pour son aide gigantesque lors de mes missions à Merja Zerga. Je le remercie vivement ainsi que toute sa famille pour tout ce qu'ils ont fait pour moi, tant sur le plan technique qu'humain. Leur investissement et convivialité m'ont largement aidée pour collecter les données nécessaires pour ce doctorat dans les conditions les plus favorables possibles.

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



RESUME

Les habitats intertidaux offrent une grande variété de proies benthiques aux limicoles en particulier durant l'hivernage et les passages migratoires. Ce travail de recherche a été réalisé dans les habitats intertidaux de Merja Zerga, le meilleur site d'hivernage des limicole au Maroc. A travers cette étude, nous visons d'approfondir nos connaissances sur quelques aspects du fonctionnement de cet écosystème relatifs à l'écologie alimentaire des limicoles. Nos résultats ont montré que les communautés benthiques sont relativement bien diversifiées et abondantes. Les paramètres hydrologiques, sédimentaires ainsi que la présence ou l'absence d'herbiers sont les principaux facteurs régissant la structure et la répartition des communautés benthiques. La distribution des limicoles est étroitement liée à la répartition des ressources trophiques. En effet, les habitats riches en macrofaune benthique accueillent les contingents de limicoles les plus denses. Ces habitats intertidaux offrent des ressources trophiques abondantes, accessibles et durables permettant au site d'accueillir un grand nombre d'espèces de limicole avec des effectifs conséquents. Ces résultats expliquent en partie, le positionnement de Merja Zerga en tant que site clé sur la voie de migration Est-Atlantique. Des secteurs à forts enjeux de conservation ont été mis en évidence et doivent être ciblés en priorité pour la mise en place de mesures de gestion et de conservation efficaces.

Mots-clés : Merja Zerga, Habitats intertidaux, Limicoles, Macrofaune benthique, Paramètres mésologiques, Liens trophiques, Conservation.

ABSTRACT

Intertidal habitats provide a wide variety of benthic prey to shorebirds especially during wintering and migratory periods. This research work was carried out in the intertidal habitats of Merja Zerga, the most important wintering wetland for shorebirds in Morocco. Through this study, we aim to deepen our knowledge on some aspects of the functioning of this ecosystem related to the feeding ecology of shorebirds. Our results showed that benthic communities are relatively well diversified and abundant. Hydrological and sedimentary parameters as well as the presence or absence of seagrass beds were the main factors that structure the distribution and the functioning of benthic communities. The distribution of shorebirds is closely related to the distribution of their trophic resources. In fact, habitats rich in benthic macrofauna host the largest numbers of shorebirds. These intertidal habitats provide abundant, accessible and sustainable trophic resources allowing the site to host a large number of shorebird species with significant densities. These results partly explain the positioning of Merja Zerga as a key site on the East Atlantic Flyway. We highlighted areas with high conservation values that should be targeted in priority to establish an effective conservation to ensure the maintenance of this ecosystem of international importance.

Keywords: Merja Zerga, Intertidal habitats, Shorebirds, Benthic macrofauna, Mesological parameters, Trophic links, Conservation.

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS	I
RESUME	IV
ABSTRACT	V
SOMMAIRE	VI
LISTE DES FIGURES	VIII
LISTE DES TABLEAUX	XII

INTRODUCTION GENERALE.....	1
----------------------------	---

PARTIE I - ETAT DES CONNAISSANCES

CHAPITRE 1 - CONTEXTE GENERAL : LES ZONES HUMIDES, LE MACROBENTHOS ET LES LIMICOLES

I. LES ZONES HUMIDES	11
II. LE MACROBENTHOS : ELEMENT CLE DU FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES INTERTIDaux	13
III. LES LIMICOLES HIVERNANTS : PRINCIPAUX PREDATEURS BENTHIQUES.....	16
IV. PRINCIPAUX PROBLEMES MENAÇANT LES LIMICOLES ET LEURS HABITATS	24

CHAPITRE 2 - MERJA ZERGA : UN PATRIMOINE MONDIAL RAMSAR DE GRAND INTERET BIOLOGIQUE, ECOLOGIQUE ET SOCIO-ECONOMIQUE

I. MILIEU PHYSIQUE	28
II. DIVERSITE BIOLOGIQUE	37
III. INTERET SOCIO-ECONOMIQUE.....	40
IV. UN BESOIN DE GESTION ET DE PROTECTION DES ESPACES NATURELLES	41

PARTIE II - LES COMMUNAUTES MACROBENTHIQUES DES HABITATS INTERTIDaux DE MERJA ZERGA

CHAPITRE 3 - STRUCTURE ET ORGANISATION SPATIALE DES COMMUNAUTES BENTHIQUES ET ROLE DES CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES

I. INTRODUCTION	47
II. MATERIELS ET METHODES	48
III. RESULTATS	60
IV. DISCUSSION	76

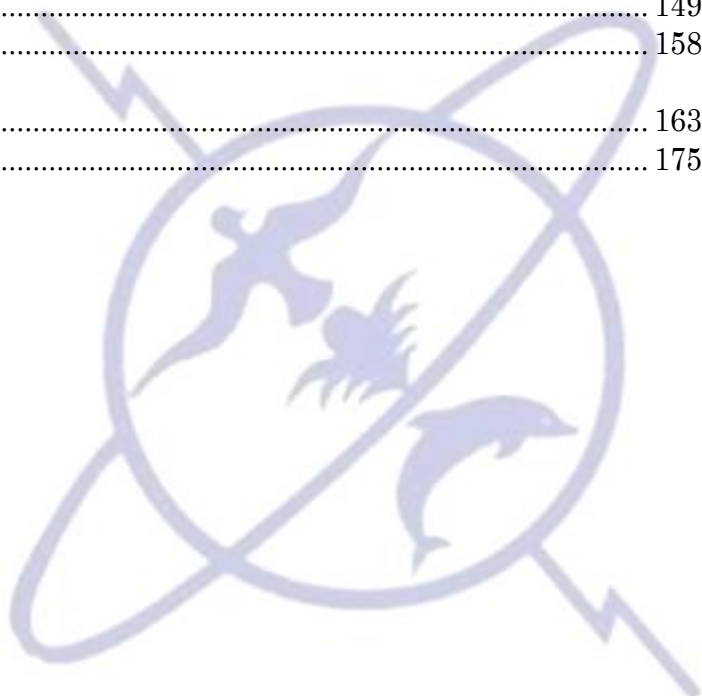
CHAPITRE 4 - STRUCTURE TROPHIQUE ET BIO-EVALUATION DE LA QUALITE ECOLOGIQUE DES COMMUNAUTES BENTHIQUES DE MERJA ZERGA

I. INTRODUCTION	80
II. MATERIELS ET METHODES	81
III. RESULTATS	83
IV. DISCUSSION	88

CHAPITRE 5 - DISTRIBUTION VERTICALE DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE / LA FRACTION ACCESSIBLE POUR LES LIMICOLES HIVERNANTS A MERJA ZERGA

I. INTROCUCTION	91
II. MATERIELS ET METHODES	92

III. RESULTATS	93
IV. DISCUSSION	101
 PARTIE III - LES LIMICOLES HIVERNANTS : UTILISATION DES HABITATS ET RELATION AVEC LES POTENTIALITES TROPHIQUES	
 CHAPITRE 6 - STRUCTURE ET ORGANISATION SPATIALE DES PEUPLEMENTS AVIENS ET LIEN AVEC LES RESSOURCES ALIMENTAIRES	
I. INTRODUCTION	106
II. MATERIELS ET METHODES	107
III. RESULTATS	110
IV. DISCUSSION	128
 CHAPITRE 7 - COMPORTEMENT ET STRATEGIES ALIMENTAIRES DES LIMICOLES HIVERNANTS A MERJA ZERGA	
I. INTRODUCTION	131
II. MATERIELS ET METHODES	133
III. RESULTATS	135
IV. DISCUSSION	139
 CHAPITRE 8 - IMPACT DE LA PREDATION DES LIMICOLES SUR LA MACROFAUNE BENTHIQUE DE MERJA ZERGA : UNE EXPERIENCE D'EXCLUSION	
I. INTRODUCTION	144
II. MATERIELS ET METHODES	146
III. RESULTATS	149
IV. DISCUSSION	158
DISCUSSION GENERLAE.....	163
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	175



LISTES DES FIGURES

Figure 1 : Les huit principales voies de migration des limicoles (Boere & Stroud, 2006).

Figure 2 : Répartition des limicoles hivernants au Maroc et localisation des meilleurs sites d'hivernage pour ce groupe d'oiseaux (Qninba *et al.*, 2006).

Figure 3 : Les différentes fractions de la macrofaune benthique et la fraction récoltable par les limicoles, d'après (Meire, 1993).

Figure 4 : Les différentes tailles et formes des becs chez les limicoles et leur utilisation, d'après (Goss-Gustard, 1975).

Figure 5 : Localisation géographique de Merja Zerga au Nord du Maroc et morphologie générale de la lagune.

Figure 6 : Bilan hydrologique du bassin versant de Merja Zerga (Combe, 1968).

Figure 7 : Données climatologiques mensuelles relatives aux précipitations, températures et force du vent, enregistrées pendant la période d'étude (2013-2015).

Figure 8 : Carte des habitats de Merja Zerga (Dakki *et al.*, 1998).

Figure 9 : Morphologie générale de la lagune Merja Zerga et localisation des dix-neuf stations d'échantillonnage (SV = Stations végétalisées ; SNV = Stations non végétalisées).

Figure 10 : Illustrations de quelques étapes d'échantillonnage et de traitement des échantillons benthiques. (a) : Echantillonnage de la macrofaune benthique à l'aide d'un carottier à main sur un habitat végétalisé (herbiers). (b) : lavage des échantillons prélevés sur le terrain avec un tamis de 1 mm² de vide de maille. (c) : Tri des organismes benthiques et première séparation taxonomique grossière. (d) : Etape de détermination des espèces benthiques collectées.

Figure 11 : Variation spatiale des paramètres sédimentaires dans la zone d'étude. (a): Taux de pélites ; (b): Taux de sables fins ; (c): Taux de sables grossiers-graviers (SGG); (d): Teneur en matière organique.

Figure 12 : Variation spatiale des paramètres hydrologiques dans les dix-neuf stations d'étude. (a): Salinité ; (b): Conductivité, (c): Résistivité ; (d): Total des solides dissous ; (e): Température de l'eau.

Figure 13 : Résultats de l'analyse en composantes principales. (En haut) : Cercle de corrélation entre les variables environnementales. (En bas) : Répartition des stations dans l'espace factoriel (Dim1-Dim2). OM: matière organique; SGG: sables grossiers-graviers; FS: sables fins; PEL: pélites; SAL: salinité; TEM: température de l'eau; COND: conductivité; RSV: résistivité et TDS: total des solides dissous.

Figure 14 : Partition de la richesse spécifique, la densité et la biomasse entre les groupes taxonomiques identifiés dans les habitats intertidaux de Merja Zerga.

Figure 15 : Dendrogramme issu de la classification ascendante hiérarchique, basée sur la matrice des densités moyennes de la macrofaune benthique. La procédure SIMPROF a été utilisée pour déterminer les stations pouvant être groupées à 1% de signification (ligne rouge pointillée). S1NV, G1, G2 et G3: les quatre assemblages benthiques identifiés.

Figure 16 : Ordination spatiale des stations issue de l'analyse (MDS), réalisée sur les données des densités benthiques moyennes. Le stress de Kruskal (0.1) indique une bonne présentation. G1, G2, G3 et S1NV: les quatre assemblages benthiques identifiés.

Figure 17 : Cartographies de répartition spatiale de la richesse spécifique (a), la densité (b) et la biomasse (c) moyennes des communautés benthiques dans les habitats intertidaux de Merja Zerga.

Figure 18 : Représentation graphique des résultats de l'analyse de redondance (dbRDA), visualisant les relations entre les paramètres environnementaux et la distribution spatiale de la macrofaune benthique. Les codes variables comme cités dans Tab.7.

Figure 19 : Dendrogramme issu de la classification ascendante hiérarchique, appliquée aux données des densités moyennes des groupes trophiques.

Figure 20 : Variation spatiale (des densités et biomasses moyennes) des différents groupes trophiques des communautés benthiques des habitats intertidaux de Merja Zerga. C: Carnivores ; DSS: Dépositivores de subsurface ; S: Suspensivores ; DS: Dépositivores de surface ; B : Brouteurs.

Figure 21 : Appréciation finale de l'état de l'environnement de Merja Zerga suite à l'application de l'approche Scoring basée sur la somme des scores des quatre indices biotiques (variant de 0 à 4).

Figure 22 : Distribution verticale globale de la richesse spécifique, la densité et la biomasse des peuplements benthiques dans les trois couches sédimentaires des habitats intertidaux de Merja Zerga.

Figure 23 : Contribution des groupes zoologiques dans la composition benthique des trois couches sédimentaires.

Figure 24 : Diagramme de corrélation densité-biomasse des 46 espèces identifiées dans les habitats intertidaux de Merja Zerga.

Figure 25 : Densités et biomasses moyennes des principales espèces dans les trois couches sédimentaire (0-5cm, 5-15 cm et >15cm).

Figure 26 : Fluctuation interannuelle des effectifs de limicoles hivernants à Merja Zerga entre 1995 et 2015.

Figure 27 : Spectre spécifique de limicoles ayant fréquenté les habitats intertidaux de la lagune Merja Zerga, durant l'hiver 2013-2014.

Figure 28 : Effectifs et densités moyens des différentes espèces de limicoles.

Figure 29 : Répartition des effectifs globaux de limicoles dans les différents secteurs de Merja Zerga (Hiver 2013-2014).

Figure 30 : Variation de l'effectif et de la densité des limicoles dans les habitats des différents secteurs de Merja Zerga.

Figure 31: Carte de répartition spatiale des densités des limicoles (ind.ha-1) dans les habitats intertidaux de Merja Zerga (interpolation IDW).

Figure 32 : Carte de répartition des densités (ind.ha-1) du Bécasseau variable et du Bécasseau minute dans les habitats intertidaux de Merja Zerga.

Figure 33 : Carte de répartition des densités (ind.ha-1) du Grand gravelot et du Gravelot à collier interrompu dans les habitats intertidaux de Merja Zerga.

Figure 34 : Carte de répartition des densités (ind.ha-1) de l'Avocette élégante et de la Barge à queue noire dans les habitats intertidaux de Merja Zerga.

Figure 35 : Carte de répartition des densités (ind.ha-1) du Pluvier argenté et du Chevalier gambette dans les habitats intertidaux de Merja Zerga.

Figure 36 : Distribution du nuage de points relevés (secteurs de recensement des limicoles) dans le plan factoriel F1-F3 issue de l'analyse en composante principale.

Figure 37 : Projection des espèces de limicole dans le cercle de corrélation du plan factoriel F1-F3 issue de l'analyse en composantes principales. Rsp : Richesse spécifique ; Dmoy : Densité moyenne ; ToCo : Tournepierre à collier ; HuPi : Huitrier-pie ; BaRo : Barge rousse ; CoCo : Courlis corlieu ; BeMi : Bécasseau minute ; Grin : Gravelot à collier interrompu ; BeVa : Bécasseau variable ; PlAr : Pluvier argenté ; BeSa : Bécasseau sanderling ; GrGr : Grand Gravelot ; BaNo : Barge à queue noire ; EcBl : Echasse blanche ; ChGa : Chevalier gambette ; CoCe : Courlis cendré ; AvEl : Avocette élégante.

Figure 38 : Dendrogramme issu de la classification hiérarchique appliquée aux données des dénombrements de limicoles des différents secteurs.

Figure 39 : Cartes de répartition de la macrofaune benthique (densité et biomasse (les deux cartes en haut)) et celle de la densité globale des limicoles (en bas) au niveau des habitats intertidaux de Merja Zerga.

Figure 40 : (a) Cercle de corrélation des variables morphologiques et comportementales (Dim1-Dim2); (b) Distribution des espèces de limicoles dans l'espace factoriel (Dim1-Dim2). CHAALE: *Charadrius alexandrinus*; CHAHIA: *Charadrius hiaticula*; PLUSQU: *Pluvialis squatarola*; AREINT: *Arenaria interpres*; CALALB: *Calidris alba*; CALMIN: *Calidris minuta*; CANCAN: *Calidris canutus*; CALALP: *Calidris alpina*; TRITOT: *Tringa totanus*; TRINEB: *Tringa nebularia*; LIMLIM: *Limosa limosa*; NUMPHA: *Numenius phaeopus*; NUMARQ: *Numenius arquata*; HAEOST: *Haematopus ostralegus*; RECAVO: *Recurvirostra avosetta*.

Figure 41 : (a) Cercle de corrélation des variables morphologiques et comportementales (Dim3-Dim4); (b) Distribution des espèces de limicoles dans l'espace factoriel (Dim3-Dim4). Code des espèces de limicoles comme Figure 40.

Figure 42 : Localisation de la zone d'étude dans la lagune Merja Zerga et emplacement des trois stations d'étude, avec leurs 12 parcelles d'exclusion et 12 parcelles témoin. (Images Satellite : ©Google maps).

Figure 43 : Un exemple des 12 cages utilisées dans notre expérience d'exclusion.

Figure 44 : Composition granulométrique (taux de pélites, sables fins et sables grossiers) et teneur en matière organique dans les trois stations d'échantillonnage (S1, S2 et S3) dans les parcelles d'exclusion au début et à la fin de l'expérience.

Figure 45 : Variation de la densité et de la biomasse globales des proies benthiques entre les différents traitements (exclusion et témoin), périodes d'échantillonnage (Septembre (début) et Mars (fin)) et les trois stations d'échantillonnage (S1, S2 et S3).

Figure 46 : Boîtes à moustaches (Boxplots) représentant les variations de densités et biomasses moyennes de cinq principales espèces benthiques, entre les différents traitements (zones d'exclusion et zones témoin) et entre les deux périodes d'échantillonnage (Septembre (début) et Mars (fin)).

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Espèces de limicoles identifiées au Maroc (Qninba, 1999).

Tableau 2 : Liste des taxons benthiques identifiés dans les 19 stations étudiées.

Tableau 3 : Variation spatiale des paramètres de structure et de diversité du macrobenthos.

Tableau 4 : Résultats du test global et des tests appariés (entre les assemblages benthiques) de l'analyse ANOSIM appliquée aux données des densités moyennes de la macrofaune benthique. Différence significative à $p < 0.05$.

Tableau 5 : Résultats de l'analyse SIMPER montrant le degré de similarité des assemblages benthiques identifiés par la CAH et la MDS et les espèces caractéristiques (contribution $> 5\%$) de chaque assemblage benthique.

Tableau 6 : Résultats des analyses ANOVA et post-hoc de Tukey comparant les paramètres de structure et de diversité entre les assemblages benthiques identifiés (G1, G2 et G3). Différence significative à $p < 0.05$. ($\neq$): différence significative ; (=): pas de différence significative.

Tableau 7 : Résultats du test séquentiel de l'analyse DistLM. Prop: proportion de variabilité expliquée par la variable ; V: variable codant pour l'absence/présence/proximité des herbiers marins ; MO: matière organique ; SGG: sables grossiers-graviers ; SF: sables fins ; PEL: pélites ; SAL: salinité ; TEM: température de l'eau ; COND: conductivité ; RSV: résistivité et TDS: total des solides dissous.

Tableau 8 : Evaluation de l'état de la qualité écologique des différentes stations suite à l'application des quatre indices biotiques.

Tableau 9: Résultats de l'analyse de variance par permutation (PERMANOVA) testant les différences des paramètres sédimentaires entre les stations et les trois tranches sédimentaires (0-5 cm, 5-15 cm et > 15 cm). Différence significative à $p < 0.05$. SGG: sables grossiers-graviers ; SF: sables fins ; PEL: pélites ; MO: matière organique.

Tableau 10: Résultats de l'analyse de variance par permutation et des tests de permutation par paire, appliqués aux paramètres de structure de la macrofaune (Densité, Biomasse, Richesse spécifique) pour tester les différences entre les stations, les profondeurs et les interactions entre ces deux facteurs. ($\neq$): différence significative à $p < 0.05$; (=): pas de différence significative. (**): $p < 0.01$.

Tableau 11: Différences des densités et des biomasses des principales espèces des habitats intertidaux de Merja Zerga, entre les trois couches sédimentaires (0-5cm (Tr1), 5-15cm (Tr2) et >15cm (Tr3)), révélées par les tests statistiques de Kruskal Wallis (KW) et de Mann-Whitney (MW). ($\neq$): différence significative à $p < 0.05$. (=): pas de différence significative. (ns) = différence non significatif. (*): $p < 0.05$; (**): $p < 0.01$ et (***) : $p < 0.001$.

Tableau 12: Inventaire des espèces de limicoles de Merja Zerga et leurs statuts au Maroc (Ns : nicheur sédentaire ; No : nicheur occasionnel ; Nm : nicheur migrateur ; Hr : hivernant régulier ; Mp: migrateur de passage).

Tableau 13: Variation de l'effectif des limicoles dans les habitats des différents secteurs de Merja Zerga durant l'hiver 2013-2014.

Tableau 14 : résultats du test de corrélation de Spearman entre les données des densités des limicoles et les densités et biomasses des communautés benthiques de Merja Zerga.

Tableau 15 : Résultats du test de corrélation de Spearman entre la densité et la biomasse de la macrofaune benthique et la densité des différentes espèces de limicoles de Merja Zerga.

Tableau 16 : résultats du test de corrélation de Spearman entre les densités des espèces limicoles et les densités des principales espèces benthiques dans les habitats intertidaux de Merja Zerga.

Tableau 17 : Résultats du test de corrélation de Pearson entre les variables morphologiques et comportementales et le nombre de proies capturées. Les corrélations varient de -1 (forte corrélation négative) à +1 (forte corrélation positive). Les corrélations non-significatives sont barrées d'un X.

Tableau 18 : Résultats de l'analyse GLM (modèle linéaire généralisé), testant les différences de taux de pélites, sables fins, sables grossiers et la teneur en matière organique entre le début et la fin de l'expérience dans les parcelles d'exclusion des trois stations d'échantillonnage (S1, S2 et S3). Différence significative à $p < 0.05$. ddl : Degré de liberté ; ddl Rés. : Degré de liberté résiduel ; Déviance Rés. : Déviance résiduelle.

Tableau 19: Densités moyennes (4 répliques) dans les trois stations d'étude, avant (début) et après (fin) l'expérience d'exclusion.

Tableau 20 : Biomasses moyennes dans les trois stations d'étude, avant (début) et après (fin) l'expérience d'exclusion.

Tableau 21 : Résultats des analyses issus du modèle linéaire généralisé (GLM), testant les différences de biomasse et de densité entre les stations (S1, S2 et S3), temps d'échantillonnage (Début, Fin) et traitements (zones d'exclusion et zones témoin) ainsi que les interactions entre ces trois facteurs. Différence significative à $p < 0.05$.

Tableau 22: Résultats des analyses du modèle linéaire général appliqué aux données de densités et biomasses moyennes des principales espèces benthiques. Les différences ont été testées entre les traitements (zones d'exclusion et zones témoin), les deux périodes d'échantillonnage (début et fin de l'expérience) et les trois stations d'étude (S1, S2 et S3) ainsi que les interactions entre ces trois facteurs.

Tableau 23 : Effectif moyens des différentes espèces de limicoles dans les trois stations d'étude, relevés lors des trois comptes mensuels (Décembre, Janvier et Février, 2014-2015).



INTRODUCTION GENERALE

L'écologie est une science dont l'objet est l'étude des interactions des êtres vivants avec leur environnement et entre eux au sein de cet environnement. La valeur de l'écologie réside principalement dans la compréhension et la quantification de ces interactions en se basant sur des méthodologies scientifiques appropriées, centrées sur les niveaux d'organisation biologique, englobant la structure, les processus, les fonctions et les interactions entre les organismes et leur environnement. Loin d'être seulement d'importance théorique, l'étude de ces interactions accumule de plus en plus l'attention dans un monde qui subit des changements catastrophiques de ses écosystèmes, une altération du climat et une diminution alarmante de la biodiversité et des habitats naturels.

L'augmentation et l'accumulation des impacts négatifs sur les écosystèmes et les ressources naturelles dont nous dépendons pour notre existence, augmentent le besoin d'une gestion et d'une conservation écologiques éclairées de notre patrimoine naturel. Cette gestion repose sur une compréhension claire des interactions écologiques qui influencent les fonctions des écosystèmes ainsi que la structure et la dynamique des communautés biologiques (Levin, 1992 ; Keitt *et al.*, 2002 ; Paul, 2014 ; Gonzalez *et al.*, 2017 ; Barbier *et al.*, 2018 ; Schückel *et al.*, 2018).

Durant leur cycle de vie, les organismes doivent interagir et s'adapter à un environnement dynamique dans l'espace et dans le temps. Une illustration de cette dynamique et adaptation biologique qui a longtemps attiré la curiosité de l'homme est la migration des animaux, et plus particulièrement celle des oiseaux. En effet, des dizaines de millions d'oiseaux effectuent chaque année des mouvements migratoires entre leurs aires de reproduction et leurs quartiers d'hivernage. Ce phénomène spectaculaire constitue une adaptation comportementale pour faire face aux variations saisonnières de la température, des précipitations et de la disponibilité de la nourriture, ce qui permet à ces espèces de rechercher continuellement des conditions d'alimentation et de reproduction plus favorables (Beukema *et al.*, 1993 ; Colwell, 2010 ; Somveille *et al.*, 2015 ; Thorup *et al.*, 2017).

Les oiseaux appartenant au groupe des limicoles figurent parmi les plus grands migrateurs du monde. Ils effectuent en effet des voyages de grande distance entre leurs zones de reproduction, localisées principalement dans les régions arctiques et

subarctiques, et leurs zones d'hivernage, dispersées principalement le long des habitats côtiers des régions tropicales et tempérées des deux hémisphères Nord et Sud (Boere & Stroud, 2006 ; Delany *et al.*, 2009). Pendant leurs vols entre les zones de reproduction et d'hivernage, les limicoles utilisent un réseau de zones humides où ils s'arrêtent pour des périodes allant de quelques jours à quelques semaines pour se reposer et recueillir suffisamment de nourriture avant de reprendre la migration (Warnock *et al.*, 2004 ; Verkuil *et al.*, 2010 ; Norling *et al.*, 2012 ; Catry *et al.*, 2018). Ainsi, ces zones sont d'une grande importance pour la migration réussie et la survie des oiseaux, et par conséquent, la connaissance de l'écologie des oiseaux sur ces sites est cruciale (Murray & Fuller, 2015 ; Studds *et al.*, 2017 ; Lyons *et al.*, 2017). En outre, les limicoles constituent d'excellents indicateurs de la valeur et de la santé des zones humides (Ogden *et al.*, 2014), dont nous dépendons aussi, ainsi leur déclin indique une crise systémique qui exige notre attention.

Le déclin des populations de limicoles est déjà déclenché dans le monde entier, et constitue un sujet de préoccupation majeur pour la communauté internationale (IWSG, 2003 ; Stroud *et al.*, 2006 ; BirdLife International, 2018). Les causes de ce déclin sont diverses ; les pressions anthropiques en plus des changements climatiques semblent être les menaces les plus sérieuses qui touchent les limicoles (Yates *et al.*, 1996 ; Rehfisch *et al.*, 2003 ; Rogers *et al.*, 2006 ; Martín *et al.*, 2015 ; Piersma *et al.*, 2016 ; Wauchope *et al.*, 2017). L'ampleur de ces menaces pourraient accroître dans les années à venir et la dégradation à long terme des conditions de vie dans un seul site donné pourrait avoir d'importantes répercussions sur tout le réseau des zones humides de la voie migratoire utilisée par les limicoles et entraîner des changements des populations entières (Verkuil *et al.*, 2012). Soulignant ainsi, l'importance de maintenir des réseaux de sites de bonne qualité reliant les aires d'hivernage et de reproduction le long de toutes les voies migratoires reliant les deux hémisphères pour une conservation efficace et réussie des populations migrantes (Beger *et al.*, 2010 ; Iwamura *et al.*, 2014 ; Brown *et al.*, 2017 ; Murray *et al.*, 2018).

Grâce à des conventions et divers instruments internationaux, les pays s'engagent à protéger les oiseaux migrateurs qui traversent leur territoire ainsi que les habitats fréquentés par ces espèces. A l'instar des autres pays, le Maroc a adhéré aux efforts

internationaux de protection de la nature en ratifiant plusieurs conventions et accords notamment :

La Convention Ramsar sur les zones humides (1971) : cette convention vise la conservation et l'utilisation rationnelle des zones humides par des actions locales, nationales et par la coopération internationale, en tant que contribution à la réalisation des objectifs du développement durable dans le monde entier.

La Convention de Rio de Janeiro sur la Diversité Biologique (1992) : ses principaux objectifs sont la conservation de la biodiversité, l'utilisation durable des ressources et le partage juste et équitable des avantages découlant de l'exploitation des ressources génétiques.

La Convention de Bonn sur la conservation des espèces migratrices (CMS, 1979) : elle s'agit d'une plate-forme globale de conservation et de gestion durable des espèces migratrices de la faune sauvage et leurs habitats.

L'Accord sur la conservation des oiseaux d'eau migrateurs d'Afrique-Eurasie (AEWA, 1995) : c'est un accord environnemental multilatéral conclu à La Haye (Pays-Bas) et qui a comme objectif d'œuvrer à la protection et à la conservation des oiseaux d'eau tout au long de leurs itinéraires de migration.

La convention de Barcelone relative à la mer Méditerranée (1976) : les protocoles de cette convention visent à réduire la pollution dans la Méditerranée, protéger et améliorer le milieu marin dans cette zone en vue de contribuer à son développement durable.

La Convention de Washington sur le commerce et le transport international des espèces sauvages (CITES, 1973) : son principal objectif est de garantir la coopération internationale des différentes Parties afin de veiller à ce que le commerce international de spécimens d'espèces animales et végétales menacées d'extinction, ne met pas en péril leur survie, à travers l'instauration d'un système de permis spécifique d'importation et d'exportation.

Par ailleurs, le Maroc a entrepris plusieurs actions de conservation de la nature notamment, le "plan directeur des aires protégées du Maroc" qui inclut une centaine de zones humides, ainsi que l'étude nationale sur la biodiversité qui consiste à établir des inventaires commentés de la faune aquatique et continentale du Maroc.

Dans ce contexte international et national mobilisé à préserver le patrimoine naturel commun de notre planète, il est donc indispensable de renforcer les connaissances de nos écosystèmes aux niveaux descriptifs et fonctionnels et d'identifier les secteurs à forts enjeux écologiques. Ces données scientifiques solides permettent d'appuyer et d'aider les acteurs politiques et les départements de gestion des espaces naturels de mieux appréhender la complexité du fonctionnement des écosystèmes, d'établir les priorités de conservation et de faciliter la prise des décisions adéquates et des mesures efficaces de conservation et de gestion durable.

Le présent projet de recherche a été réalisé dans la lagune Merja Zerga, la plus importante zone humide d'hivernage, de passages migratoires et de reproduction des oiseaux d'eau au Maroc. Elle constitue ainsi l'un des sites clés situés sur la voie de migration Est-Atlantique (Benhoussa, 2000 ; Dakki *et al.*, 2001 ; Qninba *et al.*, 2006). L'objectif principal de ce projet de recherche s'intègre dans cette dynamique nationale et internationale et vise d'apporter des connaissances approfondies sur deux composantes biologiques primordiales au fonctionnement de cet écosystème lagunaire : les communautés macrobenthiques et les oiseaux limicoles. Il apporte également des données intéressantes sur les interactions entre ces deux composantes biologiques et leur environnement.

De par leur abondance et leur richesse spécifique, les organismes macrobenthiques constituent une composante fondamentale des écosystèmes côtiers. En effet, la plupart de ces espèces benthiques représentent une ressource trophique importante pour les consommateurs supérieurs tels que les poissons et les oiseaux (Raffaelli *et al.*, 1989 ; Leguerrier *et al.*, 2003 ; van de Kam *et al.*, 2004 ; Goss-Custard *et al.*, 2006 ; Ponsero *et al.*, 2016 ; Micael & Navedo, 2018 ; Lourenço *et al.*, 2018). D'autres espèces offrent également des potentialités économiques importantes pour l'homme.

Par ailleurs, de par sa longévité, sa sédentarité et sa localisation à l'interface eau-sédiment, la macrofaune constitue un indicateur pertinent du niveau de perturbation des écosystèmes côtiers (Borja *et al.*, 2000, 2003, 2008 ; Dauvin *et al.*, 2007 ; Muxika *et al.*, 2007 ; Mistri *et al.*, 2018). La connaissance détaillée du macrobenthos apparaît, par conséquent, essentielle pour la compréhension du fonctionnement des écosystèmes côtiers et constitue une étape cruciale pour la mise en œuvre des mesures de gestion et de conservation efficaces.

La connaissance des communautés benthiques de Merja Zerga est relativement bien documentée grâce aux travaux de Kersten *et al.* (1983), Lacoste (1984), Rharbi (1990), Ameer (1994), Grichat (1997) ainsi que l'étude de Bazairi (1999) qui avait abouti à une description spatio-temporelle assez détaillée des populations benthiques de la lagune. La présente étude vise à actualiser quantitativement et qualitativement la liste de la macrofaune benthique et d'élargir le périmètre d'investigation spatiale au niveau des habitats intertidaux afin de couvrir la majorité des secteurs fréquentés par les limicoles lors de la période d'hivernage.

Les limicoles se nourrissent typiquement des espèces benthiques dans les habitats intertidaux et par conséquent, les densités de ces oiseaux correspondent souvent à la répartition de leurs proies préférées, particulièrement pendant les périodes d'hivernage et des haltes migratoires (Goss-Custard *et al.*, 1977 ; Piersma *et al.*, 1993a,b ; Goss-Custard *et al.*, 2006). En général, les limicoles montrent une utilisation très dynamique de l'espace lorsqu'ils se nourrissent dans les habitats intertidaux. Ils sont capables d'évaluer la qualité des parcelles en se concentrant sur les secteurs offrant des potentialités trophiques assez importantes (van Gils *et al.*, 2006 ; Granadeiro *et al.*, 2006). Ces espèces d'oiseaux sont capables de coexister et de partager ces mêmes parcelles avec une compétition réduite car elles utilisent différentes méthodes d'alimentation pour localiser et capturer leurs proies. Ces différences sont généralement liées à la morphologie des oiseaux ainsi que la disponibilité et l'accessibilité des proies benthiques (Barbosa & Moreno, 1999 ; Thomas *et al.*, 2006 ; Bocher *et al.*, 2014 ; Lourenço *et al.*, 2015 ; Duijns *et al.*, 2015).

Dans ce travail de recherche, plusieurs de ces aspects relatifs à l'écologie alimentaire des limicoles de Merja Zerga ont été étudiés en relation avec les potentialités trophiques du site.

Ce travail vient en réponse à un grand besoin d'informations et fournit pour la première fois des connaissances précises sur l'utilisation des zones d'alimentation par les limicoles fréquentant Merja Zerga. En effet, ce type de données manque généralement dans les zones humides de la voie de migration Est-Atlantique situées au sud de la Méditerranée, contrairement à l'abondance de ce type de données dans les zones humides européennes de cette même voie migratoire. Cependant, le déclin mondial des effectifs de certaines populations attise la nécessité d'une meilleure compréhension de la façon dont les oiseaux utilisent les habitats dans tout le réseau des zones humides dispersées le long des deux hémisphères Nord et Sud.

Objectifs et organisation de la thèse

L'objectif principal de notre travail de recherche consiste à étudier dans un premier temps, la composition, la structuration et le fonctionnement des peuplements macrobenthiques des habitats intertidaux de Merja Zerga, avant d'évaluer leur rôle dans la distribution et l'organisation des limicoles au niveau de ce site durant la période d'hivernage.

La première partie de ce travail est réservée à une étude bibliographique, qui se compose de deux chapitres. Dans le premier, nous exposons le contexte scientifique de l'étude, tout en apportant des informations générales et pertinentes sur les zones humides, les habitats intertidaux, les communautés benthiques et les oiseaux limicoles. Le deuxième chapitre est destiné à la présentation de l'ensemble des données disponibles sur la lagune Merja Zerga. Plusieurs points ont été abordés, notamment le milieu physique, la diversité biologique, l'intérêt ornithologique et les valeurs socio-économiques du site. Nous mettons également le point sur les principales pressions anthropiques et sur la nécessité urgente de la mise en place d'une gestion intégrée pour la conservation et la valorisation du site.

La deuxième partie du manuscrit, subdivisée en trois chapitres (Chapitres 3, 4 et 5), présente nos résultats relatifs aux communautés macrobenthiques des habitats intertidaux de Merja Zerga. Elle étudie la composition, la structure et l'organisation des différents peuplements benthiques et leurs relations avec les conditions environnementales du site. La troisième partie, structurée en trois chapitres (Chapitres 6, 7 et 8), étudie l'utilisation des habitats par les limicoles hivernants et leurs interactions avec les potentialités trophiques du site.

Les deux dernières parties de ce travail constituent le noyau central de ma thèse (Chapitres 3 à 8). Les résultats présentés dans ces parties ont été valorisés par quatre publications dans des journaux scientifiques indexés et un autre article soumis pour publication :

Chapitre 3 : Structure and spatial organization of macrobenthic fauna of inertial habitats frequented by wintering shorebirds at Merja Zerga lagoon - Moroccan Ramsar Site (*Cahiers de Biologie Marine*).

Chapitre 4 : Merja Zerga lagoon : study of the functional structure and bioassessment of the ecological quality of benthic communities (*Journal of Materials and Environmental Sciences*)

Chapitre 5 : Vertical Distribution of Benthic Macrofauna in Intertidal Habitats Frequented by Shorebirds at Merja Zerga Lagoon (*Thalassas : An International Journal of Marine Sciences*)

Chapitre 7 : Foraging behavior of wintering shorebirds at Merja Zerga lagoon (Atlantic Coast, Morocco) (soumis à *Ostrich*).

Chapitre 8 : The impact of wader predation on benthic macrofauna in Merja Zerga lagoon, Morocco : an exclosure experiment (*Wader Study*).

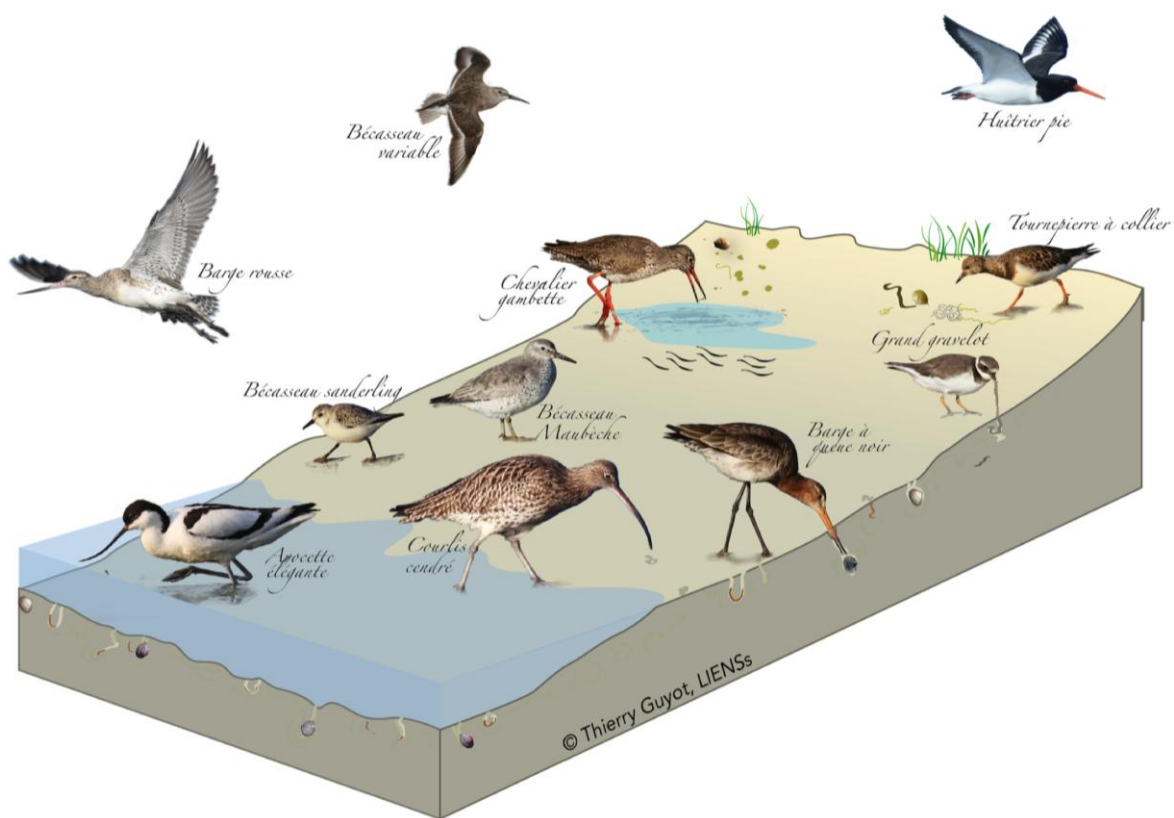
Nous terminons cette thèse par une synthèse des principaux résultats obtenus et nous discutons leurs implications relatives à la gestion et la conservation des peuplements benthiques et aviens ainsi que leurs habitats à Merja Zerga.

PARTIE I

ETAT DES CONNAISSANCES

CHAPITRE 1

CONTEXTE GENERAL : LES ZONES HUMIDES, LE MACROBENTHOS ET LES LIMICOLES



I. LES ZONES HUMIDES

I.1. Définition et typologie des zones humides

Les zones humides, espaces de transition entre le milieu terrestre et le milieu aquatique, constituent un patrimoine naturel exceptionnel, en raison de leur richesse biologique et les fonctions naturelles qu'elles remplissent. Elles sont parmi les milieux naturels les plus riches et les plus productifs au monde. Signe de leur importance, les zones humides ont bénéficié d'une convention internationale spécifique, la convention Ramsar. Selon cette convention, la définition internationale des zones humides repose sur l'énumération des catégories des milieux qu'elles couvrent : *les zones humides sont des étendues de marais, de fagnes, de tourbières ou d'eaux naturelles ou artificielles, permanentes ou temporaires, où l'eau est stagnante ou courante, douce, saumâtre ou salée, y compris des étendues d'eau marine dont la profondeur à marée basse n'excède pas six mètres* (Convention Ramsar, 1971).

Les milieux humides sont présents sous toutes les latitudes. Ils dessinent une multitude de paysages caractéristiques : estuaires, lagunes, cours d'eau, étangs, lacs, marais, marais salés, vasières, tourbières, prairies humides, forêts marécageuses, ou encore lagons et mangroves dans les régions tropicales, etc.

Au sud de la Méditerranée, le Maroc constitue un des pays les plus riches en zones humides, qui font partie de ses ressources les plus précieuses sur le plan de diversité biologique et de productivité naturelle. Une richesse due à son climat et sa situation géographique privilégiée donnant sur la mer Méditerranée et l'océan Atlantique (plus de 3 500 km de côtes), à la présence de grandes chaînes montagneuses et un réseau hydrographique très dense qui se mesure en milliers de kilomètres.

Actuellement, le Maroc a déjà inscrit 26 sites sur la liste Ramsar relative aux zones humides d'importance internationale, soit une superficie totale de plus de 274 286 hectares (Service d'Information sur les Sites Ramsar, 2018). Parmi ces zones humides, la lagune Merja Zerga est considérée une des plus importantes, figurant à côté des quatre premiers sites inscrits sur la liste Ramsar (20/06/1980). Ce milieu paralytique bénéficie également d'un double statut de conservation à l'échelle nationale

(Réserve biologique et Réserve permanente de chasse). La reconnaissance nationale et internationale de ce site comme patrimoine naturel à protéger et à valoriser lui est dû grâce à sa grande diversité floristique, faunistique et paysagère ainsi qu'à son rôle socio-économique capital pour la population locale (Voir Chapitre 2 pour plus de détails).

I.2. Valeurs socio-économiques et écologiques des zones humides

Du fait de leur productivité et richesse considérables, les zones humides côtières assurent de nombreux services écosystémiques profitant aux populations, à la société et à l'économie des pays (McLusky & Elliott, 2004 ; de Groot *et al.*, 2012 ; Sutton-Grier & Sandifer, 2018). La meilleure illustration de l'importance de ces milieux réside dans la concentration des populations humaines depuis des dizaines de milliers d'années près des côtes, des estuaires et à proximité des grandes sources d'eau. Les zones côtières accueillent près de 3.4 milliards d'individus, soit plus de 66 % de la population mondiale vivant à moins de 60 km de la côte (IPCC, 2007). Les deux tiers des grandes villes y étant situés, et on estime que 75 % de la population mondiale pourrait y vivre en 2030 (MOST, 2000).

La littérature souligne que les valeurs des services écosystémiques apportées par les zones humides figurent parmi les plus élevées en comparaison avec d'autres écosystèmes (TEEB, 2010 ; Barbier, 2011 ; de Groot *et al.*, 2012). Une grande partie de ces valeurs proviennent de leurs services liés à l'eau via l'approvisionnement en eau, sa purification, sa régulation et l'alimentation des nappes d'eau souterraines et superficielles. En effet, les zones humides sont la première source d'eau pour la consommation humaine, l'énergie et l'agriculture.

Les zones humides renforcent également la résilience des communautés aux effets des changements climatiques (stockage du carbone nécessaire à la régulation du climat, constitution des réserves d'eau pour la période sèche, atténuation de l'effet des tempêtes et des crues, etc.). Les zones humides offrent également de fortes potentialités halieutiques, pastorales, agricoles et touristiques, jouant ainsi des rôles prépondérants dans les stratégies de développement socio-économiques durables.

Cependant, le plus grand intérêt des zones humides réside dans leur remarquable biodiversité. En effet, ces milieux figurent parmi les zones les plus riches et les plus diversifiées du monde, offrant ainsi des habitats essentiels à la vie. Les zones humides côtières telles que les lagunes, les herbiers marins et les vasières intertidales, peuvent être très productives et servir comme des zones de nourriceries, de reproduction, d'alimentation, de repos, d'hivernage et d'escales migratoires pour de nombreuses espèces.

II. LE MACROBENTHOS : ELEMENT CLE DU FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES INTERTIDaux

II.1. Les habitats intertidaux

Les habitats intertidaux sont des zones situées dans la partie marnante des écosystèmes côtiers. L'adjectif hybride "intertidal" provient du latin *inter* et de l'anglais *tide*, il désigne l'espace situé entre le niveau des plus hautes mers et celui des plus basses mers. C'est un milieu très complexe et hétérogène dans ses qualités, aussi bien spatiales que temporelles. Un simple cycle de marée entraîne sur 12 heures, des variations de la salinité, du taux d'humidité, de la température, de l'accessibilité à l'oxygène, etc. L'ampleur de ces variations dépend également des cycles saisonniers. Cet espace est soumis en effet à différents gradients physiques. Sa partie la plus basse est presque marine puisqu'elle est inondée bi-quotidiennement par toutes les marées, quel que soit leur coefficient, alors que les niveaux supérieurs ne sont submergés que quelques heures par an durant les marées d'équinoxes (Triplet, 2012).

Le substrat de ces zones présente une granulométrie très variable (vases, sables, graviers, galets ou rochers). Les vasières intertidales font parti des habitats, caractérisées par un dépôt de matériaux fins (vase) dans la partie marnante. Elles jouent un rôle primordial dans le fonctionnement écologique des écosystèmes côtiers, comme zone d'alimentation pour les oiseaux d'eau et comme habitat pour les organismes benthiques. La compréhension de leur fonctionnement présente donc un grand intérêt pour les études de l'écologie côtière.

II.2. Le macrobenthos

Définition et fonctionnement

Le terme benthos vient du grec ancien (βένθος, benthos, signifiant : profondeur). Il s'emploie pour décrire l'ensemble des organismes vivant en relation étroite avec les fonds aquatiques (à la surface ou enfouis dans le sédiment). Il regroupe notamment le phytobenthos (végétaux) et le zoobenthos (animaux). Les organismes benthiques sont également classés en fonction de leur taille (microbenthos, méiobenthos et macrobenthos). Le macrobenthos animal ou macrofaune benthique comprend les espèces ayant des tailles supérieures à 1 mm et qui sont visibles à l'œil nu (Bachelet, 1987 ; Ysebaert *et al.*, 2000). On y compte par exemple : les polychètes, les mollusques, les échinodermes, les crustacés, etc.

La composition, l'abondance et la répartition de ces organismes benthiques dans les habitats intertidaux sont influencées par de nombreux facteurs mésologiques notamment le type de substrat, la salinité, l'exposition aux courants, la température, la turbidité, les conditions de lumière, l'oxygénation, le temps d'émersion, etc. (Triplet, 2012). La structure et la distribution de ces peuplements peuvent être également influencées par des facteurs biotiques, tels que le mode d'alimentation, la mobilité, la taille des individus et les divers types d'interactions inter- et intra-spécifiques (Peterson, 1979 ; Reise, 1985).

Ces communautés benthiques, une fois établies, peuvent à leur tour agir sur les caractéristiques de la colonne sédimentaire par le processus de bioturbation (Flach & Heip, 1996). En effet, en remaniant le sédiment, la macrofaune benthique augmente les flux de solutés, d'éléments nutritifs et d'oxygène (Michaud *et al.*, 2006 ; Gerino *et al.*, 2007). Il en résulte la création des microhabitats, ayant des propriétés chimiques et biologiques spécifiques qui peuvent favoriser la croissance et le développement des communautés benthiques (Orvain *et al.*, 2004 ; Bouchet *et al.*, 2009 ; Garcia, 2010).

Rôle trophique du macrobenthos

Du fait de sa forte contribution aux cycles trophique et biogéochimique, le macrobenthos constitue un élément clef du fonctionnement des écosystèmes

intertidaux. De nombreux auteurs ont mis en évidence le rôle prépondérant du macrobenthos dans les réseaux trophiques benthiques et pélagiques. La plupart des espèces macrobenthiques constituent, en effet, une ressource nutritive importante pour de nombreux consommateurs de rang supérieur, tels que les crustacés épibenthiques, les poissons et plus particulièrement les oiseaux limicoles. Ces derniers sont typiquement benthivores (Ysebaert *et al.*, 2000 ; van de Kam *et al.*, 2004 ; Colwell, 2010) et constituent les plus importants consommateurs des communautés benthiques intertidales, notamment au cours de leurs migrations pré- et post-nuptiales et pendant l'hivernage (Piersma *et al.*, 1993a ; Degré, 2006). Durant ces périodes, l'abondance et la diversité spécifique des limicoles dépendent de la densité et de la biomasse des espèces benthiques. Les ressources alimentaires doivent donc être suffisantes pour subvenir à leurs besoins énergétiques qui sont parmi les plus élevés chez les oiseaux (Piersma, 2002 ; Rogers *et al.*, 2006).

Le benthos bio-indicateur

Outre son rôle trophique, la macrofaune benthique est reconnue également comme un indicateur biologique efficace pour évaluer l'impact des perturbations affectant les écosystèmes côtiers (Pearson & Rosenberg, 1978 ; Warwick, 1986 ; Dauer, 1993 ; Bojra *et al.*, 2000). En effet, la composition et la structure de la macrofaune sont fortement corrélées aux conditions écologiques qui prévalent dans l'interface eau-sédiment où des effets multiples de la pollution et de l'enrichissement en matière organique se produisent. Par ailleurs, la mobilité limitée de la macrofaune l'empêche de fuir ces perturbations ce qui permet de donner une illustration fiable des conditions du site où ces invertébrés ont été développés et où ils ont été récoltés, contrairement aux autres espèces très mobiles (Triplet, 2012).

Divers indices résumant en une valeur unique représentative d'une somme importante d'informations écologiques sur les communautés benthiques, ont été donc développés pour l'évaluation de la qualité écologique des milieux côtiers. Tous ces indices reposent sur des connaissances approfondies de l'écologie et de l'éthologie des espèces. L'utilisation de ces indices est toujours conseillée par les programmes internationaux de surveillance de la qualité de l'eau (Borja *et al.*, 2008). En effet, l'utilisation de ces indices biotiques est maintenant considérée comme une partie

intégrante qui aide à la prise des décisions dans le contexte d'une gestion intégrée des zones côtières.

III. LES LIMICOLES HIVERNANTS : PRINCIPAUX PREDATEURS BENTHIQUES

III.1. Généralités

Les limicoles ou les oiseaux de rivage, constituent un groupe très important d'oiseaux, qui fréquentent préférentiellement les milieux humides et vaseux (d'où leur nom, *limus* = vase, *-cola* = habite ou exploite). Ces petits échassiers comprennent plus de 200 espèces organisées en 12 familles de l'ordre des Charadriiformes (Hayman *et al.*, 1986 ; Perrins, 2003). Quatre familles - Charadriidae (gravelots, pluviers et vanneaux), Scolopacidae (bécasseaux, bécassines, etc.), Recurvirostridae (avocettes et échasses) et Haematopodidae (huîtriers) - constituent 86% de toutes les espèces (Perrins, 2003), et représentent les oiseaux de rivage typiques associés aux milieux humides et côtiers.

En général, ces oiseaux sont de petite taille, entre 13 cm pour le Bécasseau minute et 55 cm pour le Courlis cendré. Leur poids moyen varie, entre 23 g pour le Bécasseau de Temminck et 1000 g pour le Courlis cendré (Géroudet, 1982). Les traits extérieurs les plus caractéristiques sont la forme et la longueur du bec et la hauteur des jambes. Ces derniers représentent des caractères adaptatifs, en relation étroite avec le mode d'alimentation et la nature du milieu fréquenté.

Les limicoles sont souvent grégaires et visibles pendant la saison de non-reproduction (qui inclut les phases d'hivernage et de migration). Ce mode de vie en groupe, leur procure un moyen de défense contre les prédateurs, en particulier les rapaces Accipitriformes et Falconiformes (Cresswell, 2008), et aussi une source d'information sur les meilleures zones d'alimentation (Gils *et al.*, 2006).

III.2. La migration et l'hivernage des limicoles

La plupart des limicoles sont connus pour être de grands migrateurs. Ces oiseaux effectuent, deux fois par année, de longs vols reliant leurs aires de reproduction et leurs quartiers d'hivernage (van de Kam *et al.*, 2004 ; Message & Taylor, 2005 ;

Delany *et al.*, 2009). Certains peuvent parcourir des distances incroyables, qui peuvent dépasser 29 000 km chez la Barge rousse (Gill *et al.*, 2014). Certaines espèces accomplissent des vols sans escale de plus de 3 000 km (Hedenstrom, 2010 ; Battley *et al.*, 2012). La barge rousse détient le record du plus long vol direct, de plus de 11 000 km, sans aucune halte en seulement huit jours, le vol d'endurance le plus extrême connu chez les oiseaux (Gill *et al.*, 2009). Alors que le vol, le plus rapide enregistré à ce jour est celui de la Bécassine double, qui peut se déplacer à une vitesse de 97.2 km.h⁻¹, lors de vols sans escale de 4 100 - 6 800 km entre l'Afrique Centrale et l'Europe du Nord (Klaassen *et al.*, 2011).

La migration des limicoles est une adaptation comportementale qui permet aux oiseaux de se reproduire dans des zones, principalement confinées à la toundra arctique et des zones de hautes latitudes, qui offrent un espace considérable pour la reproduction et une nourriture abondante au printemps et en été pour une reproduction réussie. Mais comme la survie dans ces zones n'est pas possible pendant la saison froide, ces oiseaux entreprennent de longues migrations vers les zones d'hivernage dans les régions plus chaudes, dispersées à la fois dans les hémisphères Nord et Sud. Dans ces zones, le climat favorable empêche les coûts élevés de la thermorégulation et fournit un stock alimentaire adapté à la subsistance, mais pas à la reproduction (Pienkowski & Evans, 1984 ; Zwarts & Wanink, 1993 ; Beukema *et al.*, 1993 ; Degré, 2006).

Lors de ces voyages entre les aires de reproduction et d'hivernage, ces petits échassiers suivent généralement des itinéraires spécifiques, appelés voies de migration (Boere & Stroud, 2006 ; Delany *et al.*, 2009). Une définition générale de la notion de voie de migration a été formulée par Boere & Stroud (2006) : *Une voie de migration concerne l'ensemble des espèces d'oiseaux migrateurs (ou groupe d'espèces associées ou différentes populations d'une seule espèce) qui se déplacent annuellement des sites de nidification vers les sites de non-nidification, y compris les sites intermédiaires de repos et de nourrissage de même que la zone dans laquelle les oiseaux migrent.*

Le Groupe IWSG (International Wader Study) identifie huit principales voies de migration (Fig.1) qui décrivent globalement les migrations de ces oiseaux (Boere &

Stroud, 2006). La voie migratoire Est-Atlantique est l'une des plus importantes en ce qui concerne le nombre d'oiseaux et les sites utilisés. Plusieurs millions de limicoles utilisent cette route migratoire reliant les aires de reproduction situées au Canada, au Groenland, en Islande, en Sibérie et en Europe du Nord à des aires d'hivernage en Europe Occidentale et en Afrique (Stroud *et al.*, 2004).

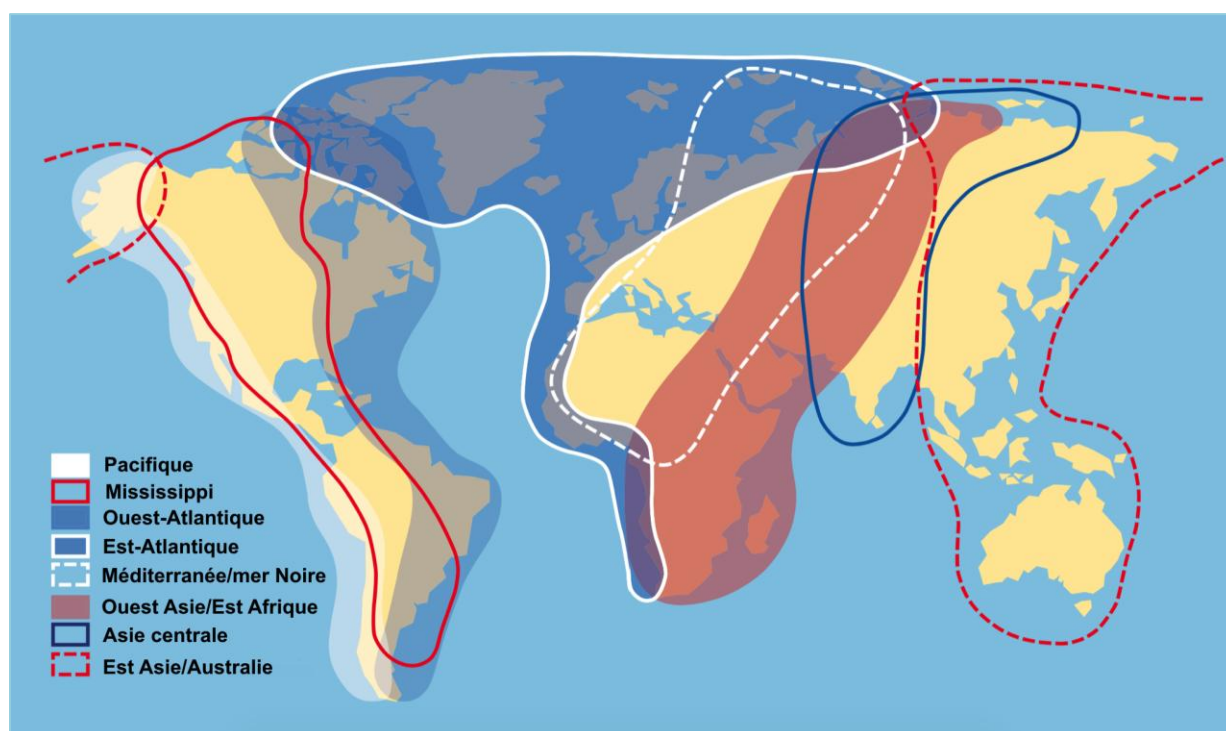


Figure 1 : Les huit principales voies de migration des limicoles (Boere & Stroud, 2006).

De part sa position géographique sur la voie de migration Est-Atlantique, le Maroc constitue une étape importante pour les populations de limicoles empruntant cette voie migratoire (Fig.2). Ceci est principalement dû à la présence de plusieurs grandes zones humides côtières, qui constituent des sites d'importance majeure pour l'hivernage et les escales migratoires des espèces qui hivernent dans l'Afrique d'Ouest.

Les peuplements de limicoles qui hivernent au Maroc comportent 60 espèces (Tab.1), réparties en sept familles dont Scolopacidae et Charadriidae constituent les plus

importantes (Qninba, 1999). Au total, plus de 200 000 limicoles hivernent régulièrement au Maroc. Ils se répartissent principalement sur cinq sites situés sur la côte atlantiques (Lagune Merja Zerga, Baie d'Ad-Dakhla, Lagune de Khnifiss, Lagunes de Sidi Moussa-Walidia et Marais du bas Loukkos - Fig.2).

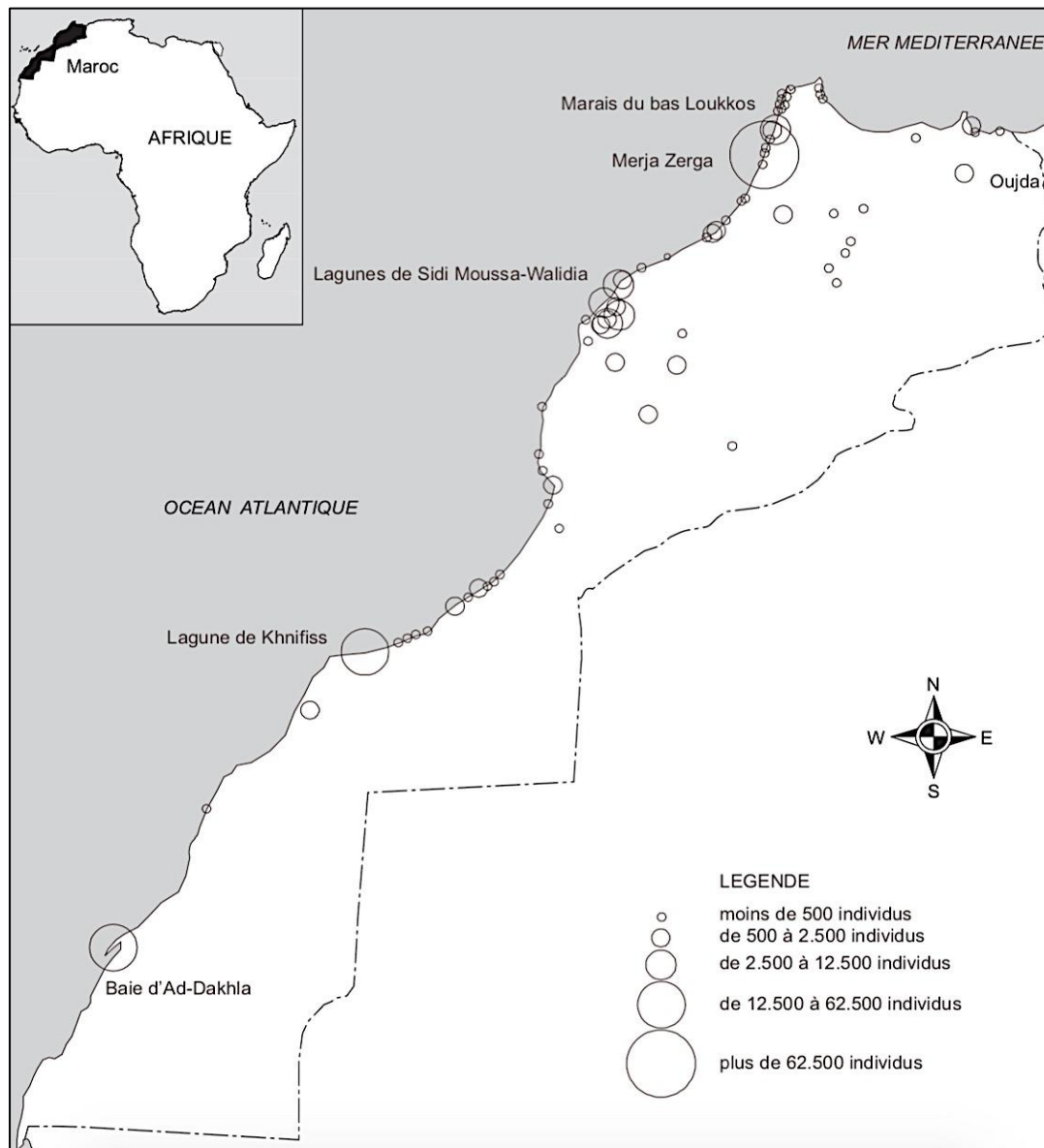


Figure 2 : Répartition des limicoles hivernants au Maroc et localisation des meilleurs sites d'hivernage pour ce groupe d'oiseaux (Qninba *et al.*, 2006).

Tableau 1 : Espèces de limicoles identifiées au Maroc (Qninba, 1999).

Famille	Nom scientifique	Nom français
<i>HAEMATOPODIDAE</i>	<i>Haematopus ostralegus</i> (Linnaeus, 1758)	Huitrier-pie
<i>ROSTRATULIDAE</i>	<i>Rostratula benghalensis</i> (Linnaeus, 1758)	Bécassine peinte
<i>RECURVIROSTRIDAE</i>	<i>Himantopus himantopus</i> (Linnaeus, 1758)	Echasse blanche
	<i>Recurvirostra avosetta</i> (Linnaeus, 1758)	Avocette
BURHINIDAE	<i>Burhinus oedignemus</i> (Linnaeus, 1758)	Oedignème criard
	<i>Burhinus senegalensis</i> (Swainson, 1837)	Oedignème du Sénégal
<i>GLAREOLIDAE</i>	<i>Cursorius cursor</i> (Latham, 1787)	Courvite isabelle
	<i>Glareola pratincola</i> (Linnaeus, 1766)	Glaréole à collier
	<i>Glareola nordmanni</i> (Fischer, 1842)	Glaréole à ailes noires
<i>CHARADRIIDAE</i>	<i>Charadrius dubius</i> (Scopoli, 1786)	Petit Gravelot
	<i>Charadrius hiaticula</i> (Linnaeus, 1758)	Grand Gravelot
	<i>Charadrius pecuarius</i> (Temminck, 1823)	Gravelot pâle
	<i>Charadrius alexandrinus</i> (Linnaeus, 1758)	Gravelot à col. interrompu
	<i>Charadrius leschnaultii</i> (Lesson, 1826)	Gravelot de Leschnault
	<i>Eudromias morinellus</i> (Linnaeus, 1758)	Pluvier guignard
	<i>Pluvialis dominica</i> (Müller, 1776)	Pluvier dominicain
	<i>Pluvialis apricaria</i> (Linnaeus, 1758)	Pluvier doré
	<i>Pluvialis squatarola</i> (Linnaeus, 1758)	Pluvier argenté
	<i>Vanellus gregarius</i> (Pallas, 1771)	Vanneau sociable
	<i>Vanellus leucurus</i> (Lichtenstein, 1823)	Vanneau à queue blanche
	<i>Vanellus vanellus</i> (Linnaeus, 1758)	Vanneau huppé
<i>SCOLOPACIDAE</i>	<i>Calidris tenuirostris</i> (Horsfield, 1821)	Grand Bécas. maubèche
	<i>Calidris canutus</i> (Linnaeus, 1758)	Bécasseau maubèche
	<i>Calidris alba</i> (Pallas, 1764)	Bécasseau sanderling
	<i>Calidris pusilla</i> (Linnaeus, 1766)	Bécasseau semi-palmé
	<i>Calidris minuta</i> (Leisler, 1812)	Bécasseau minute
	<i>Calidris temminckii</i> (Leisler, 1812)	Bécasseau de Temminck
	<i>Calidris melanotos</i> (Vieillot, 1819)	Bécasseau tacheté.
	<i>Calidris ferruginea</i> (Pontoppidan, 1763)	Bécasseau cocorli
	<i>Calidris maritima</i> (Brünnich, 1764)	Bécasseau violet
	<i>Calidris alpina</i> (Linnaeus, 1758)	Bécasseau variable
	<i>Limicola falcinellus</i> (Pontoppidan, 1763)	Bécasseau falcinelle
	<i>Micropalama himantopus</i> (Bonaparte, 1826)	Bécasseau à échasses
	<i>Philomachus pugnax</i> (Linnaeus, 1758)	Combattant varié
	<i>Lymnocyrtes minimus</i> (Brünnich, 1764)	Bécassine sourde
	<i>Gallinago gallinago</i> (Linnaeus, 1758)	Bécassine des marais
	<i>Gallinago media</i> (Latham, 1787)	Bécassine double
	<i>Gallinago stenura</i> (Bonaparte, 1831)	Bécassine à queue pointue
	<i>Limnodromus griseus</i> (Gmelin, 1789)	Limnodrome à bec court
	<i>Limnodromus scolopaceus</i> (Say, 1823)	Limnodrome à long bec
	<i>Scolopax rusticola</i> (Linnaeus, 1758)	Bécasse des bois
	<i>Limosa limosa</i> (Linnaeus, 1758)	Barge à queue noire
	<i>Limosa lapponica</i> (Linnaeus, 1758)	Barge rousse
	<i>Numenius phaeopus</i> (Linnaeus, 1758)	Courlis corlieu
	<i>Numenius tenuirostris</i> (Vieillot, 1817)	Courlis à bec grêle
	<i>Numenius arquata</i> (Linnaeus, 1758)	Courlis cendré
	<i>Tringa erythropus</i> (Pallas, 1764)	Chevalier arlequin

Tableau 1 : (suite)

Famille	Nom scientifique	Nom français
SCOLOPACIDAE	<i>Tringa totanus</i> (Linnaeus, 1758)	Chevalier gambette
	<i>Tringa stagnatilis</i> (Bechstein, 1803)	Chevalier stagnatile
	<i>Tringa nebularia</i> (Gunnerus, 1767)	Chevalier aboyeur
	<i>Tringa flavipes</i> (Gmelin, 1789)	Petit Cheval. à pattes jaunes
	<i>Tringa ochropus</i> (Linnaeus, 1758)	Chevalier cul-blanc
	<i>Tringa glareola</i> (Linnaeus, 1758)	Chevalier sylvain
	<i>Xenus cinereus</i> (Güldenstädt, 1775)	Bargette de Terek
	<i>Actitis hypoleucos</i> (Linnaeus, 1758)	Chevalier guignette
	<i>Actitis macularia</i> (Linnaeus, 1766)	Chevalier grivelé
	<i>Arenaria interpres</i> (Linnaeus, 1758)	Tournepipierre à collier
	<i>Phalaropus tricolor</i> (Vieillot, 1819)	Phalarope de Wilson
	<i>Phalaropus lobatus</i> (Linnaeus, 1758)	Phalarope à bec étroit
	<i>Phalaropus fulicaria</i> (Linnaeus, 1758)	Phalarope à bec large

III.3. Aperçu sur l'utilisation des habitats intertidaux par les limicoles

L'écologie des limicoles dans les habitats côtiers est fortement influencée par la disponibilité des ressources trophiques (Bengtson & Svensson, 1968 ; Goss-Custard *et al.*, 1977 ; Zwarts, 1981 ; Colwell & Landrum, 1993 ; Moreira, 1997 ; Piersma, 2012). L'accès à ces ressources est limité par plusieurs facteurs environnementaux, principalement le rythme des marées, les conditions météorologiques, les conditions hydrologiques et hydrodynamiques et la nature du sédiment, etc. (Zwarts & Wanink, 1993 ; Colwell, 1993 ; Ens *et al.*, 2005 ; Granadeiro *et al.*, 2007 ; Triplet, 2012).

Les limicoles se nourrissent généralement dans les zones intertidales à marée basse, où ils capturent des invertébrés benthiques, principalement des bivalves, des gastéropodes, des polychètes et des crustacés qui vivent enfouis ou à la surface des sédiments. À marée haute, lorsque les aires d'alimentation sont indisponibles, les oiseaux se concentrent sur les sites de repos, au niveau des zones supratidales (Rogers *et al.*, 2006 ; Rosa *et al.*, 2006 ; Dias *et al.*, 2006 ; Catry *et al.*, 2011).

Dans les habitats intertidaux, comme le résume la figure (Fig.3), seule une fraction des invertébrés benthiques est disponible pour les limicoles, en fonction de leur longueur du bec et de la profondeur d'enfouissement des proies (Zwarts *et al.*, 1992 ; Zwarts & Wanink, 1993). La fraction récoltable par les limicoles est la fraction des

proies qui n'est pas trop petite de taille, pas trop grande et pas trop profonde. Les proies les plus grosses peuvent être indigérables et les plus petites sont non rentables énergiquement. Donc, selon la théorie de la stratégie optimale de recherche de la nourriture, ces proies sont ignorées si le taux d'apport énergétique est inférieur à l'effort de capture et d'ingestion (van de Kam *et al.*, 2004).

Les limicoles présentent de nombreuses adaptations comportementales pour s'alimenter sur les sédiments intertidaux. Leur capacité d'utiliser un large spectre de ressources alimentaires dépend largement de leur diversité morphologique et comportementale (Lifjeld, 1984 ; Nebel, 2005 ; Bocher *et al.*, 2014 ; Duijns *et al.*, 2014, 2015). Le trait le plus remarquable de leur adaptation de recherche alimentaire est la diversité extraordinaire de la morphologie de leurs becs (Fig.4). Du bec incurvé de l'avocette, spécialisé dans le balayage des sédiments et la rétention des petits invertébrés, au bec en forme de poignard de l'huîtrier, utilisé pour ouvrir d'épaisses coquilles de bivalves, les becs des limicoles présentent toutes sortes de spécialisations (Barbosa & Moreno, 1999 ; van de Kam *et al.*, 2004). En y regardant de plus près, les becs des limicoles sont dotés d'une forte densité de mécanorécepteurs leur permettant de percevoir les vibrations des invertébrés sous les sédiments (Gerritsen & Meiboom, 1986 ; Nebel *et al.*, 2005).

De nombreuses espèces d'oiseaux de rivage coexistent dans un même milieu car elles utilisent des proies différentes et elles ont des comportement trophiques distincts - visuelles, tactiles ou mixtes - pour localiser leurs proies (Durell, 2000 ; Gerritsen & Meiboom, 1986 ; Turpie, 1994 ; Piersma *et al.*, 1998 ; Thomas *et al.*, 2006 ; Lourenço *et al.*, 2008), atténuant ainsi les effets néfastes d'éventuelles compétitions interspécifique (Michaud & Ferron, 1990 ; Fasola & Biddau, 1997 ; Fonseca *et al.*, 2004).

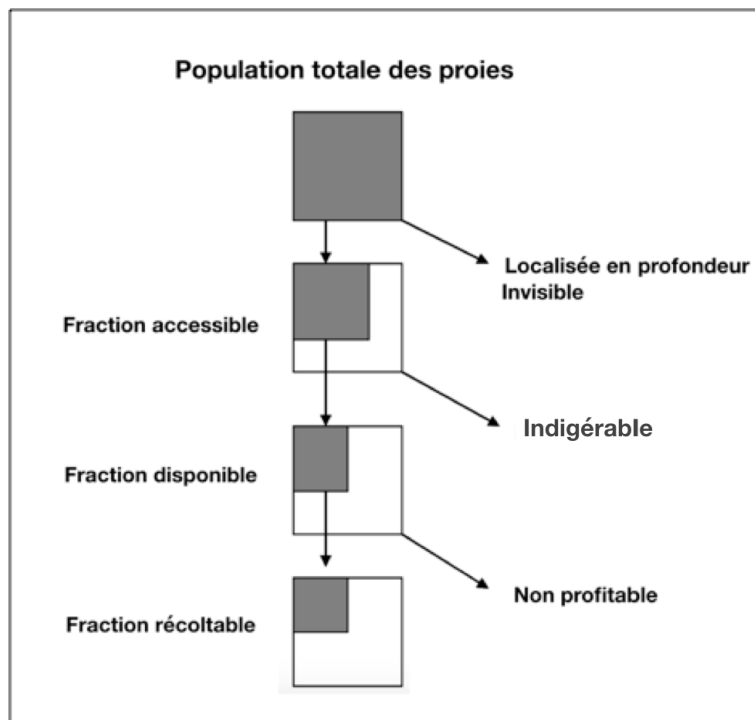


Figure 3 : Les différentes fractions de la macrofaune benthique et la fraction récoltable par les limicoles, d'après (Meire, 1993).

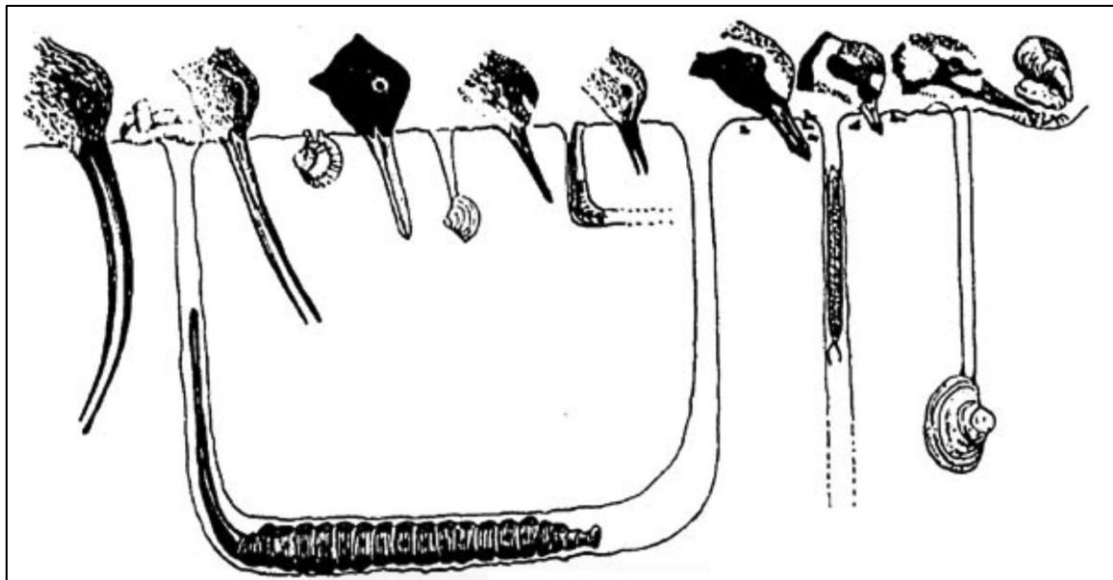


Figure 4 : Les différentes tailles et formes des becs chez les limicoles et leur utilisation, d'après (Goss-Gustard, 1975).

IV. PRINCIPAUX PROBLEMES MENAÇANT LES LIMICOLES ET LEURS HABITATS

Malgré leur grande productivité et leurs importants services écosystémiques, les zones humides subissent de plein fouet l'influence anthropique que ce soit à l'échelle globale, sous l'effet des changements climatiques, ou à l'échelle locale, en conséquence d'un intense développement urbain, industriel, agricole ou touristique (Junk *et al.*, 2013 ; Davidson, 2014). Ce comportement destructif est dû essentiellement aux modes de développement humains actuels, marqués par des technologies puissantes et des ambitions économiques démesurées, ainsi qu'une mauvaise appréciation des vraies valeurs des zones humides, traduite par une absence de volonté politique, une application laxiste des lois, une gouvernance inappropriée et une attention très limitée vis à vis des zones humides dans les différents programmes de développement et d'aménagement (Observatoire des zones humides méditerranéennes, 2012).

Ces milieux sont sérieusement confrontés à des problèmes complexes, pouvant à terme, et en ignorant les effets des impacts du développement sur l'environnement, compromettre leur équilibre écologique et leur biodiversité.

La survie des limicoles dépend de ces écosystèmes originaux car ils sont directement touchés par l'altération de leurs habitats. Le déclin de plusieurs populations de limicoles préoccupe sérieusement les organismes qui œuvrent pour la conservation à l'échelle internationale (Barter, 2002 ; IWSG, 2003 ; MacKinnon *et al.*, 2012 ; BirdLife International, 2018).

Les causes de ce déclin sont diverses, les pressions anthropiques figurent parmi les principales menaces des oiseaux de rivage pendant la période d'hivernage. En effet, les habitats côtiers sont généralement très convoités par les populations urbaines adjacentes (Rosa *et al.*, 2003 ; Martín *et al.*, 2015). Bien que la plupart des sites situés le long des voies de migration soient dotés d'un statut particulier de conservation (Delany *et al.* 2009), les limicoles qui les fréquentent continuent d'être menacés par la perte et la détérioration de leurs habitats. En effet, la perte de ces habitats affecte la capacité d'accueil des zones humides pour les limicoles, par une réduction des stocks alimentaires disponibles et de la superficie du territoire trophique (Goss-Custard *et al.*, 2002). La concurrence entre les différents individus vis à vis des ressources

alimentaires suite à la réduction de ces habitats, altère leur capacité à subvenir à leurs besoins en énergie, ce qui peut compromettre leur survie, leur capacité à migrer avec succès et par conséquent leur capacité de se reproduire et de maintenir une population viable (Stillman *et al.*, 2003 ; Goss-Custard *et al.*, 2004 ; Norris, 2005 ; Durell *et al.*, 2006 ; West *et al.*, 2007).

La présence humaine directe sur les aires de nourrissage des oiseaux constitue un dérangement qui implique une perte temporaire d'habitat, ce qui pousse ces oiseaux vers des zones non perturbées entraînant ainsi un grand risque d'interférence entre les oiseaux (Stillman *et al.*, 2000). De plus, ces perturbations vont engendrer des coûts énergétiques supplémentaires pour le déplacement entre les zones de nourrissage non perturbées et les zones perturbées (West *et al.*, 2002 ; Rogers *et al.*, 2006 ; Yasué, 2006).

Les changements globaux liés au réchauffement climatique représentent également une préoccupation majeure pour la conservation des limicoles, qui pourraient bien être les premières victimes de ces changements (Piersma & Lindström, 2004 ; Godet & Luczak, 2012). Parmi les problèmes les plus graves liés aux changements climatiques est la réduction des habitats de reproduction disponibles dans la toundra arctique (Rehfish & Crick, 2003 ; Smart & Gill, 2003) et la perte des zones intertidales suite à l'élévation du niveau de la mer (Galbraith *et al.*, 2002 ; Crick, 2004 ; Harris *et al.*, 2011). L'augmentation des températures peut influencer directement ou indirectement les espèces limicoles, par exemple, en ayant une incidence sur le recrutement et la croissance des organismes benthiques (McLachlan & Brown, 2006 ; Goberville *et al.*, 2014).

Cette liste loin d'être exhaustive montre la multitude et la complexité des facteurs pouvant perturber à différentes échelles, le fonctionnement des écosystèmes intertidaux et leur biodiversité associée. Pour comprendre cette complexité et avant toute proposition de modalités de conservation, il est nécessaire d'évaluer l'état des lieux de toutes les ressources du milieu, d'une part, et d'autre part de maîtriser les processus du fonctionnement de ces écosystèmes. C'est donc par une approche scientifique pluridisciplinaire que pourra être mise en place une gestion rationnelle et durable des zones humides, afin de maintenir les équilibres naturels de ces habitats.

Par ailleurs, en raison de leur large dispersion entre les zones humides des deux hémisphères Nord et Sud, la conservation efficace des limicoles nécessite des actions, à une échelle plus large, qui couvre toute la longueur de leur voie de migration (BirdLife International, 2018 ; Verkuil *et al.*, 2012), à travers des actions précises et coordonnées à l'échelle mondiale (Beger *et al.*, 2010 ; Iwamura *et al.*, 2014 ; Murray *et al.*, 2018 ; BirdLife International, 2018). Ainsi le concept de voies de migration fournit un cadre qui peut aider à forger une collaboration internationale et à attirer l'attention sur les besoins stratégiques des oiseaux migrateurs sur tout le réseau de leurs zones humides.

CHAPITRE 2

MERJA ZERGA : UN PATRIMOINE MONDIAL RAMSAR DE GRAND INTERET BIOLOGIQUE, ECOLOGIQUE ET SOCIO-ECONOMIQUE



F.TOUHAMI

I. MILIEU PHYSIQUE

I.1. Localisation et morphologie générale

La lagune Merja Zerga (dite aussi lagune de Moulay Bousselham) constitue le milieu lagunaire le plus septentrional de la côte atlantique marocaine. Elle se situe au niveau de l'extrémité Nord-Ouest de la plaine du Gharb, au Sud immédiat du village balnéaire de Moulay Bousselham, à environ 120 km au Nord de la ville de Rabat et à 35 km au Sud de celle de Larache (Fig.5).

La lagune fait partie de la réserve biologique Merja Zerga, s'étendant sur 7 300 ha. Le milieu lagunaire proprement dit, occupe le cœur de cette réserve, se présente sous une forme elliptique d'une superficie d'environ 3 000 ha, avec une longueur et une largeur maximales de 9 km et 5 km, respectivement (Benhoussa, 2000).

Merja Zerga occupe une vaste dépression interdunaire d'origine tectonique, entourée de collines peu hautes, isolée de l'océan Atlantique par un cordon dunaire de sables blancs et gris surmontant une assise de grès soltanien (Benhoussa, 2000). La communication de la lagune avec l'océan Atlantique se fait par l'intermédiaire d'un goulet étroit, sinueux et relativement profond (jusqu'à 6 m) qui se ramifie en direction de la lagune par des chenaux subtidaux peu profonds, assurant la circulation des eaux lors du flot et du jusant. L'alimentation en eau douce se fait par les deux cours d'eau : Canal Nador au Sud et Oued Drader au Nord-Est de la lagune (Fig.5). La partie tidal de ce dernier cours divise la lagune en deux parties de dimensions inégales. La plus importante est la Merja Zerga située au Sud, ayant une superficie de 2 700 ha et la Merja Kahla (ou Merja Mellah) au Nord, d'une superficie de 300 ha (Fig.5).

A marée haute, toute la slikke de la lagune est entièrement submergée d'eau, en revanche, à marée basse, les deux parties de la lagune laissent apparaître de vastes vasières intertidales entourées par des ceintures de végétation émergente halophile (les schorres). Seuls les chenaux et les parties aval d'Oued Drader et de Canal Nador restent immergés.

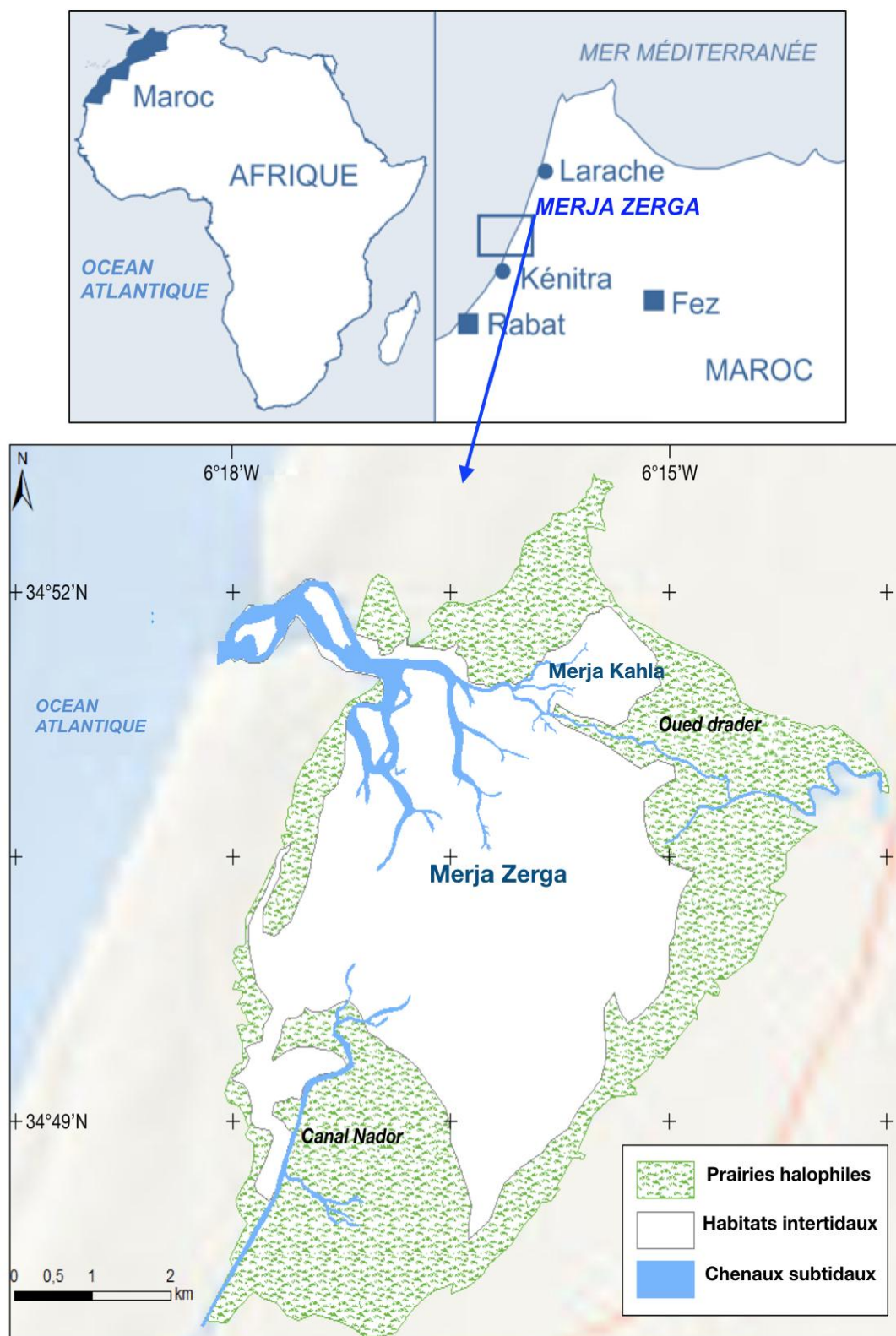


Figure 5 : Localisation géographique de Merja Zerga au Nord du Maroc et morphologie générale de la lagune.

I.2. Hydrologie et hydrodynamique

Le régime hydrologique de Merja Zerga est soumis à la double influence océanique et continentale, résultant de la dynamique de trois principales sources d'entrée d'eau (Apports océaniques, apports continentaux superficiels et apports souterrains - Fig.6):

Apports océaniques

La lagune est régulièrement alimentée par les eaux océaniques qui transitent par le goulet. Ces apports d'eau marine sont les plus importants, avec un volume moyen annuel de l'ordre de $12\,000\,10^6\text{ m}^3/\text{an}$, qui constitue 98% de la quantité globale d'eau qui transite dans ce système paralique (Fig.6). Le rythme des marées à Merja Zerga est semi-diurne, avec un marnage oscillant entre 0.15 et 1.5 m (Carruesco, 1989a,b). L'entrée des eaux océaniques à l'intérieur de Merja Zerga est tributaire de deux facteurs essentiels, le rythme marégraphique et l'évolution morphologique du goulet. En effet, le degré d'ouverture de ce dernier conditionne la quantité d'eau océanique qui pénètre à l'intérieur de la lagune à chaque flot. Les dépôts de sable sous l'action des courants déterminent l'ouverture de la passe, ainsi un développement excessif de ces dépôts peut même entraîner la fermeture du goulet et, par conséquent, la lagune évoluerait vers un système lacustre. Grâce à l'intervention périodique des riverains, ce goulet est maintenu ouvert, assurant ainsi un fonctionnement normal de ce système lagunaire (Benhoussa, 2000).

Apports continentaux superficiels

L'alimentation en eau douce se fait par les apports du :

Cours d'eau d'Oued Drader : qui draine un petit bassin versant d'une superficie de l'ordre de 700 km^2 et qui débouche dans la partie Nord-Est de la lagune à deux endroits formant un petit delta très envasé. Les apports annuels d'Oued Drader sont estimés à $31.5\,10^6\text{ m}^3/\text{an}$, dont 30% sont attribués aux émergences de la nappe phréatique (Combe, 1968).

Canal Nador : affluent artificiel débouchant dans la partie Sud de Merja Zerga (Fig.5). Il a été construit en 1953, essentiellement pour drainer le complexe

marécageux du Rharb, le bassin d'Oued M'da et une partie de la rive droite d'Oued Sebou. Les apports annuels moyens du Canal Nador sont estimés à environ $150 \cdot 10^6 \text{ m}^3/\text{an}$ (Fig.6). Cette alimentation en eau demeure une source d'apports solides riches en produits phytosanitaires et en polluants. Ces apports solides et polluants ont amplement affecté le paysage et la composition physico-chimique des eaux de la partie Sud de la lagune (Benhoussa, 2000 ; Alaoui *et al.*, 2010).

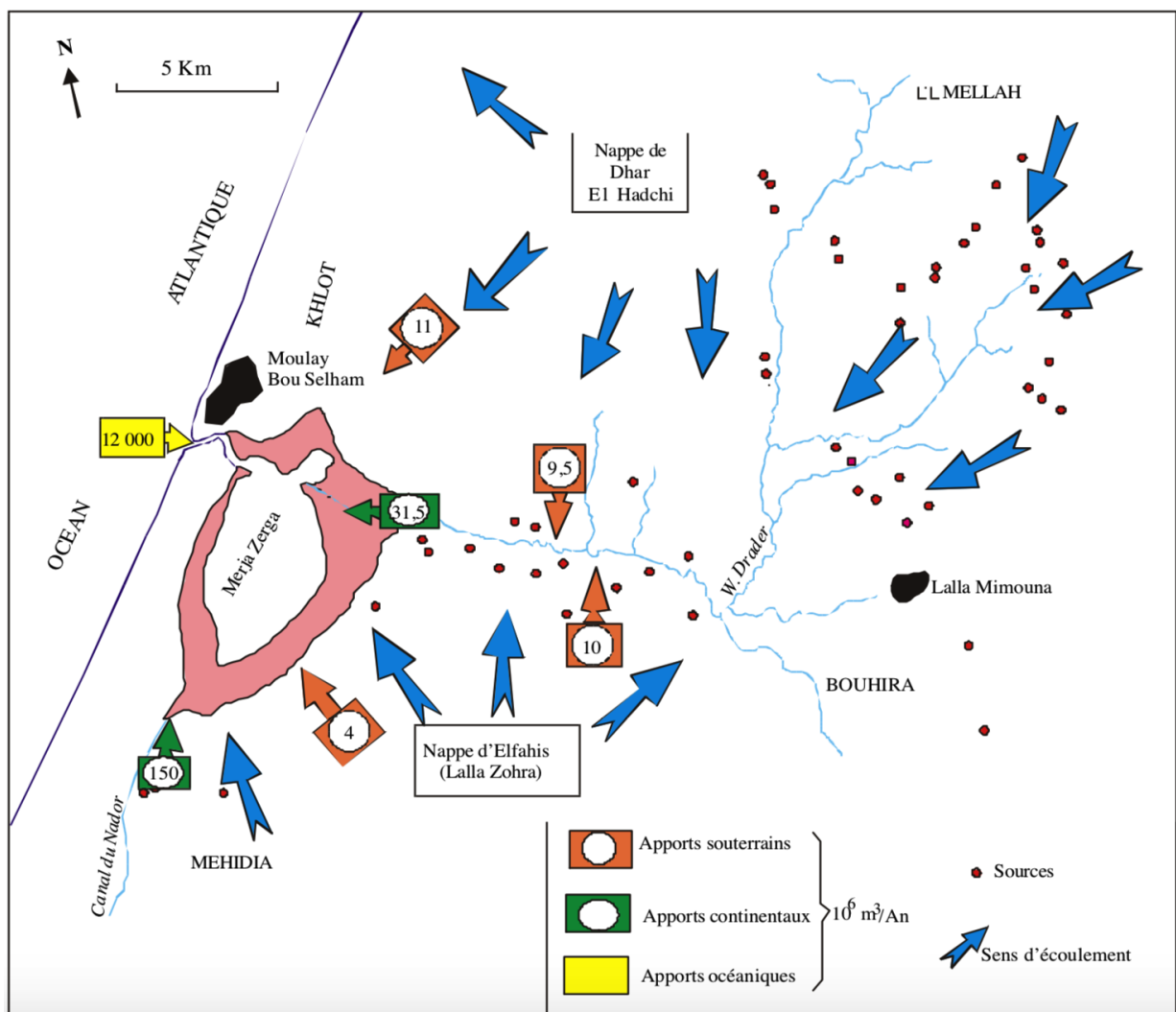


Figure 6 : Bilan hydrologique du bassin versant de Merja Zerga (Combe, 1968).

Apports souterrains

La région est dotée de deux importantes nappes phréatiques qui constituent un véritable château d'eau du bassin. La nappe de Dhar El Hadechi, située au Nord-Est de Merja Zerga et la nappe d'El Fahis, localisée à l'Est de la lagune (Fig.6). Ces deux nappes phréatiques contribuent avec plus de $34 \cdot 10^6 \text{ m}^3/\text{an}$ des eaux de la lagune (Combe, 1968).

D'une manière générale, l'ensemble des apports continentaux et souterrains (Oued Drader, Canal Nador et les nappes phréatiques,) ne dépasse pas les 2% des eaux de Merja Zerga (Benhoussa, 2000). Cependant, ces apports d'eau douce peuvent être plus importants durant les périodes hivernales particulièrement pluvieuses, suite au gonflement des nappes phréatiques et l'augmentation du débit des deux cours d'eau permanents qui alimentent la lagune.

Par ailleurs, la bordure continentale de la lagune où se développent les principales prairies humides, a un régime hydrologique dépendant principalement des précipitations. Ces habitats sont particulièrement marécageux durant la saison pluvieuse et ils deviennent secs en été. Les différents habitats de Merja Zerga se trouvent influencés par la pluviométrie, ce qui ne manquera pas d'avoir des impacts déterminants sur la phénologie et les effectifs des limicoles hivernants sur ce site (Qninba *et al.*, 2006).

I.3. Conditions climatiques

Les conditions climatiques jouent un rôle majeur dans l'écologie des limicoles, en particulier, les précipitations, la température et la force du vent (Evans, 1976 ; Piersma, 1987 ; Anderson, 2003 ; Qninba *et al.*, 2006 ; Triplet, 2012). Les données relatives à ces paramètres météorologiques à Merja Zerga pendant la période d'étude (2013-2015) ont été obtenues de la station météorologique de Larache, située à 35 kilomètres de la lagune (<https://www.wofrance.fr/Maroc/Larache.htm>).

La Figure (Fig.7) présente les données mensuelles relatives aux précipitations, les températures et la force du vent, recueillies lors des trois années de la période d'étude.

L'analyse de ces données montre que la pluviométrie moyenne annuelle a enregistré environ 598 mm, marquée par une variabilité interannuelle. L'année 2014 était celle qui a reçue les précipitations les plus importantes (830 mm), suivie de l'année 2013 (624 mm) alors que l'année 2015 était la moins pluvieuse (339 mm). Cette irrégularité du régime pluviométrique de la région a été signalée par plusieurs travaux antérieurs (Rharbi, 1990 ; Qninba, 1999 ; Benhoussa, 2000).

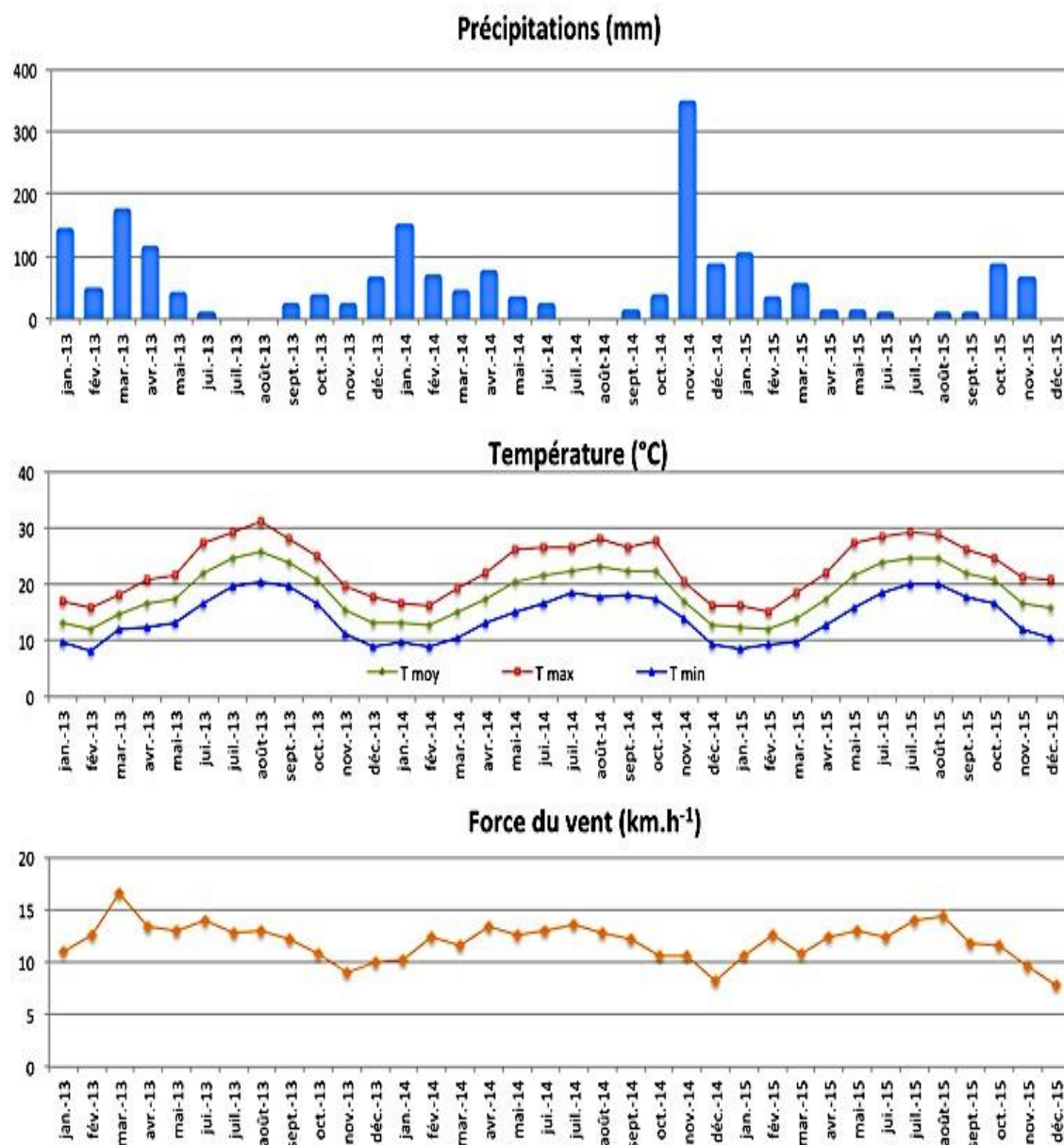


Figure 7 : Données climatologiques mensuelles relatives aux précipitations, températures et force du vent, enregistrées pendant la période d'étude (2013-2015).

Quant aux températures moyennes, les années 2013 et 2014 ont enregistré identiquement, une température moyenne de 18.3°C, alors que l'année 2015 était plus chaude avec une température moyenne de 18.8°C et une température maximale moyenne de 23.2°C (Fig.7).

Le régime du vent dans la région pendant la période d'étude a été caractérisé par une prédominance des vents de composante Ouest et principalement du Nord-Ouest avec une force maximale de 16.6 km.h⁻¹, enregistrée en mois de Mars 2013 et une vitesse minimale de 7.7 km.h⁻¹ enregistrée en mois de Décembre 2015 (Fig.7).

Les variations mensuelles des précipitations et des températures montrent une période humide et froide, qui s'étale du mois d'octobre au mois d'avril et une période sèche et chaude, qui débute en mois d'Avril et s'étend jusqu'à mois de Septembre (Fig.7).

En général, le climat de la région est considéré de type méditerranéen avec des influences océaniques du fait de l'origine des vents dominants et l'alternance d'une saison sèche et chaude et d'une saison froide et humide. Le printemps et l'automne peuvent être associés, d'une façon variable d'une année à l'autre, soit à la saison sèche soit à la saison humide (Benhoussa, 2000).

I.4. Habitats naturels

La lagune Merja Zerga est dotée d'une grande diversité d'habitats humides. Cette diversité résulte de l'influence conjuguée de l'hydrologie, la sédimentologie et la richesse de sa végétation (Dakki *et al.*, 1998 ; Qninba, 1999 ; Benhoussa *et al.*, 1999 ; Benhoussa, 2000). La carte d'habitats de la lagune montre que ces derniers s'organisent sous forme de ceintures concentriques et successives, appartenant à trois systèmes (estuarien, palustre et eaux courantes - Fig.8) :

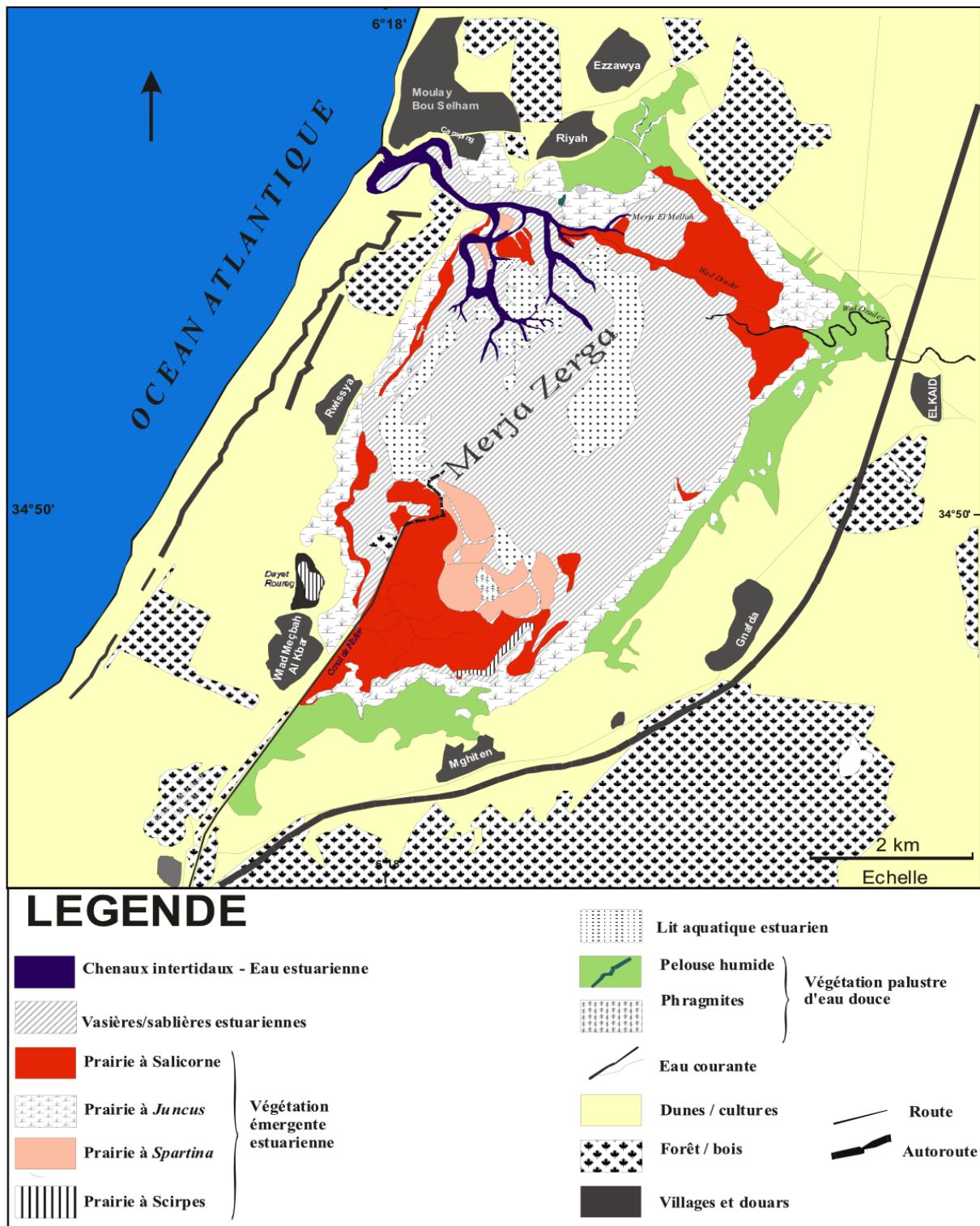


Figure 8 : Carte des habitats de Merja Zerga (Dakki *et al.*, 1998).

Le système estuarien : les habitats appartenant à ce système dominant largement le site. Avec une superficie d'environ 2 500 ha, ils représentent plus de 80% de la surface totale du site. On distingue quatre classes d'habitats estuariens selon la terminologie Mediterranean Wetlands (MedWet):

L'eau de surface (180 ha) : correspond au réseau des chenaux subtidiaux reliant l'Océan à la slikke.

Le substrat aphytique : c'est la classe la mieux représentée de Merja Zerga, elle est constituée essentiellement des vasières (1 300 ha) et des sablières (20 ha) inondées à chaque marée haute.

Les lits aquatiques (140 ha): il s'agit des tapis d'algues et d'herbiers marins, recouvrant localement les vasières et les sablières, régulièrement inondés à chaque marée haute.

Les Emergents : ce sont les prairies halophiles qui constituent des ceintures de végétation plus ou moins continues. Au niveau de cette classe, on distingue de l'intérieur de la lagune vers l'extérieur : les prairies halophiles à *Spartina* (130 ha), les prairies halophiles à *Sarcocornia/Salicornia* (440 ha) et les prairies halophiles à *Juncus rigidus* (340 ha), ces appellations correspondent au nom de l'espèce végétale qui domine chaque formation végétale.

Le système palustre : englobe les pelouses humides (380 ha), qui forment l'habitat le plus externe de la lagune, assurant la transition entre les habitats estuariens et les habitats terrestres. Elles sont inondées par les précipitations et par les eaux de la nappe phréatique. Les marges externes de cette pelouse marquent le début d'une formation dunaire largement envahie par les cultures et les reboisements. Dayet Roureg (10 ha), un petit plan d'eau douce semi-permanent, situé au Sud-Ouest de la lagune, il n'est remis en eau que durant les périodes pluvieuses est aussi affecté au système palustre.

Le système des eaux courantes : représenté par les cours d'eau d'Oued Drader et du Canal Nador.

De tous ces habitats, les habitats intertidaux constituent la principale composante de la lagune ; avec environ 1 460 ha de vasières, sablières et herbiers marins, ils représentent plus de 48% de la superficie totale de la lagune. Les vastes étendues de ces habitats expliquent l'attrait important qu'exerce le site pour les limicoles. En effet, plus de 95% de ces oiseaux qui hivernent dans la lagune Merja Zerga, fréquentent préférentiellement les vasières intertidales qui constituent leur habitat d'alimentation de choix (Benhoussa, 2000 ; Cherkaoui & Lamrani, 2007). Nos stations d'échantillonnage ont été choisies de manière à couvrir la majorité de ces habitats intertidaux.

II. DIVERSITE BIOLOGIQUE

La diversité biologique de Merja Zerga constitue, sans aucun doute, l'un des principaux attributs du site. Cette zone humide abrite, en effet, une biodiversité riche et caractéristique, qui lui a valu une reconnaissance nationale et internationale comme un patrimoine naturel exceptionnel à conserver et à valoriser. Ces potentialités biologiques sont constituées d'un remarquable peuplement floristique et faunistique de valeur locale, nationale et internationale.

II.1. Diversité floristique

Le cortège floristique inventorié au niveau de la réserve biologique de Merja Zerga, compte environ 190 taxons, appartenant à 55 familles (Dakki *et al.*, 1998). Les familles les plus représentées sont les Asteraceae et les Poaceae avec 21 espèces chacune. Les Leguminosae, les Cyperaceae et Umbelliferae viennent en seconde position, avec respectivement 12, 11 et 9 espèces. Les autres familles se composent de 1 à 5 espèces chacune (Benhoussa, 2000).

Parmi ces espèces végétales, 12 sont des espèces rare à très rares (*Cotula coronopifolia*, *Pulicaria sicula*, *Oenanthe peucedanifolia*, *Triglochin striata*, *Paspalum vaginatum*, *Spartina densiflora*, *Ipomoea imperati*, *Calystegia sepium*, *Mentha aquatica*, *Rumex palustris*, *Anagallis crassifolia*, *Thymelae alythroides*). Deux sont des espèces endémiques hispano-marocaine (*Lippiano diflora* et *Lotus chazaliei*) et

deux autres sont des endémiques mauritano-marocaine (*Sarcocornia perennis* et *Limonium ovalifolium*) (Fennane & Ibn Tattou, 1998 ; Benhoussa *et al.*, 2003).

II.2. Diversité faunistique

Macroinvertébrés

Les peuplements d'invertébrés benthiques de Merja Zerga sont diversifiés et assez abondants. En effet, les peuplements benthiques des vasières médiotidales comptent plus de 170 espèces, répartis sur 15 groupes zoologiques. Ces taxons sont dominés par les crustacés, les polychètes et les mollusques (Bazäiri, 1999). Les invertébrés des vasières supratidales et des habitats palustres totalisent plus de 120 taxons (Benhoussa, 2000). Ils sont dominés par les crustacés copépodes, ostracodes et cladocères. Par ailleurs, les peuplements des habitats palustres et des eaux courantes sont composés essentiellement d'insectes (diptères, coléoptères, hétéroptères et odonates). La faune endogée des vasières supratidales et des pelouses humides est dominée par les annélides oligochètes et polychètes, les mollusques et les diptères.

L'abondance de ces macroinvertébrés au niveau de la lagune constitue d'importantes potentialités trophiques pour les oiseaux d'eau, particulièrement les limicoles qui fréquentent préférentiellement ces types d'habitats pendant les périodes d'hivernage et au cours des passages migratoires.

Ichtyofaune

Merja Zerga se caractérise par une richesse halieutique assez importante, composée essentiellement d'espèces amphihalines notamment celles appartenant aux familles des Anguillidés, Mugilidés et Moronidés. La communication de la lagune avec l'Océan Atlantique enrichit ce peuplement avec des poissons d'origine marine dont les plus communs sont les Sparidés, Soléidés, Mullidés et Torpedinidés.

Amphibiens, reptiles et mammifères

La faune de ces groupes est composée d'espèces qui colonisent habituellement les zones littorales du Nord du Maroc. Au total, 16 espèces d'amphibiens et reptiles vivent à l'intérieur du périmètre de la réserve de Merja Zerga, parmi lesquelles,

quatre espèces endémiques marocains : *Pelobates varaldii*, *Acanthodactylus lineomaculatus*, *Chalcides mionecton* et *Chalcides pseudostriatus*. Signalons également que la loutre a été observée pour la dernière fois au niveau du site en 1983 (Benhoussa *et al.*, 2003).

II.3. Intérêt ornithologique

Aperçu général de l'avifaune aquatique

Merja Zerga détient le premier rang marocain pour le transit, l'hivernage et la reproduction d'un important contingent d'oiseaux d'eau, dépassant les 50% du total des effectifs nationaux. Les concentrations les plus importantes de l'ordre de 160 000 à 250 000 oiseaux sont enregistrées pendant l'hivernage et lors des passages migratoires. Pendant la période estivale, il ne reste que les populations sédentaires et/ou nidificatrice, avec un effectif global d'environ 20 000 oiseaux (Benhoussa, 2000).

Le peuplement ornithologique de Merja Zerga compte environ 110 espèces. Il est dominé par les limicoles (36 espèces, soit plus de 34% de la richesse spécifique globale). Les Ansériformes et les Laridés occupent la seconde place avec 19 espèces chacun (soit 18% des taxons), dont trois espèces d'Anatidés vérifient les critères 3c de la Convention Ramsar (El Agbani *et al.*, 1996 ; El Agbani, 1997). Les Ciconiiformes contribuent au paysage ornithologique de Merja Zerga avec 15 espèces, dont la plupart constituent des espèces rares au Maroc. L'ordre des Gruiformes contient 6 espèces, dominées par les foulques. Les rapaces diurnes comptent cinq espèces rares et protégées. Le Hibou du Cap *Asio capensis* est la seule espèce de Strigiformes qui fréquente Merja Zerga. Les Ordres des Colymbiformes, Péléciformes et des Coraciiformes, sont très peu représentés à Merja Zerga aussi bien sur le plan qualitatif que quantitatif (Benhoussa, 2000).

Importance pour les Limicoles

Les limicoles sont de loin le groupe le mieux représenté à Merja Zerga. Ils représentent 60 % des espèces de limicoles connus dans le pays. Parmi ces espèces, huit vérifient les critères de sélection 3a et/ou 3c de la convention Ramsar : *Recurvirostra avosetta*, *Charadrius hiaticula*, *Charadrius alexandrinus*, *Pluvialis*

squatarola, *Calidris minuta*, *Calidris alpina*, *Limosa limosa* et *Numenius tenuirostris* (la dernière observation de cette espèce date de 1995) (Qninba, 1999 ; Benhoussa, 2000 ; Dakki *et al.*, 2001).

En plus de son rôle majeur comme site d'hivernage et de passage migratoire, Merja Zerga joue aussi un rôle appréciable comme site régulier de nidification pour quelques espèces limicoles. Elle constitue, en particulier, une zone d'importance internationale pour la reproduction de la Glaréole à collier *Glareola pratincola*, une zone d'importance internationale potentielle pour l'Echasse blanche *Himantopus himantopus*, et représente le site de nidification le plus méridional à l'échelle du Paléarctique occidental pour le Vanneau huppé *Vanellus vanellus* (Qninba, 1999 ; Benhoussa, 2000).

III. INTERET SOCIO-ECONOMIQUE

La population totale du site s'élève à plus de 26 000 habitants, dont la majorité (73%) habite en milieu rural et (27%) au centre urbain de Moulay Bousselham (HCP, 2014). Merja Zerga, par sa richesse bioécologique et paysagère joue un rôle socio-économique capital pour la survie et le développement de cette population locale. En effet, le site constitue un important réservoir en ressources hydriques et procure un grand nombre de potentialités agricoles, pastorales, halieutiques et touristiques, constituant les principales ressources économiques de la population riveraine de la lagune.

Potentialités agricoles et pastorales

Le site présente un intérêt agricole majeur pour la population locale, sous forme d'agriculture traditionnelle ou intensive. Les principales exploitations agricoles sont les céréales, les cultures fourragères et les cultures maraichères (fruits rouges, avocats, tomates, artichauts, betteraves à sucre, patates, etc.). Durant ces dernières années, on assiste à une expansion remarquable des cultures agro-industrielles sous serre principalement pour la culture des fraises et des bananes. L'élevage des ovins et des bovins constitue aussi l'une des principales activités des habitants de certains douars aux alentours de la lagune.

Potentialités halieutiques

La pêche constitue une composante économique essentielle de la population locale. Elle est pratiquée par un nombre très important de pêcheurs qui ne cesse d'augmenter. Les principaux poissons pêchés à l'intérieur de Merja Zerga appartiennent aux familles des Mugilidés, Moronidés, Soleidés, Anguillidés et Sparidés. A côté de la pêche de poissons, une importante activité de ramassage de Mollusques est pratiquée surtout par des jeunes filles. Elle concerne principalement la Palourde *Ruditapes decussatus*, le Couteau *Solen marginatus* et la Coque *Cerastoderma edule*.

Tourisme balnéaire et naturaliste

En plus de ces produits quantifiables, la beauté exceptionnelle et la diversité paysagère du site (lagune, forêt et océan), offre des atouts touristiques très importants. En effet, malgré l'insuffisance et la qualité très modeste des infrastructures touristiques et des moyens d'accueil, le site reçoit des milliers d'estivants qui y séjournent en été et des centaines de touristes marocains et étrangers en hiver pour y effectuer des observations ornithologiques et apprécier la beauté paysagère du site.

IV. UN BESOIN DE GESTION ET DE PROTECTION DES ESPACES NATURELLES

IV.1. Pressions anthropiques

Merja Zerga figure parmi les sites marocains ayant le plus bénéficié des statuts de conservation nationaux et internationaux (Site Ramsar, Réserve Biologique, Réserve Permanente de Chasse, Site d'Intérêt Biologique et Ecologique (SIBE) et Zone d'Importance pour la Conservation des Oiseaux (ZICO)). Bien que son état écologique reste encore acceptable, ce site naturel, avec toute sa richesse bioécologique se trouve sérieusement confronté à de nombreuses problématiques. L'étroite dépendance des riverains des ressources naturelles du site, met en cause son équilibre et menace la pérennité de la disponibilité de ces ressources. Il est donc urgent de mettre en place des mesures de conservation et de gestion efficaces pour assurer une utilisation durable de ces ressources.

Les menaces qui pèsent sur le site découlent de quatre principales sources de pressions (urbaines, agricoles, pêche et tourisme). Les conséquences de ces perturbations peuvent être énumérées succinctement comme suit :

Pertes des habitats

Le surpâturage, la coupe du jonc et la surexploitation des ressources hydriques de la nappe phréatique et d'Oued Drader (pression agricole) ont largement influencé la superficie des habitats de Merja Zerga, particulièrement les pelouses humides et les prairies halophiles de jonc. Ainsi, de grandes étendues de ces deux types d'habitats se sont transformées en terrains dénudés ou en champs de cultures. A cela s'ajoute, la pression urbaine d'une population riveraine de plus en plus nombreuse, et qui s'oriente vers la construction de nouvelles habitations au détriment des habitats naturels. Ce développement démographique régénère également une importante quantité de déchets, directement rejetés dans la nature. Il faut signaler que le développement incontrôlé et de plus en plus intense de ces activités humaines, a considérablement réduit la superficie des habitats naturels du site. En effet, la superficie de ces derniers n'occupe actuellement qu'environ 3 000 ha parmi les 4 500 à 5 000 ha, représentant leur superficie initiale lors de l'inscription du site dans la liste des sites Ramsar en 1980, soit une perte de plus de 62% (Qninba, 1999).

Dégradation de la flore et de la faune

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'utilisation 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, ce qui épuise le stock et porte préjudice à la qualité biologique du site. Le ramassage de la palourde enregistre également une baisse importante et les individus de petite taille sont de plus en plus capturés.

Bien que le site bénéficie d'un double statut de réserve permanente de chasse et de réserve biologique, les braconniers continuent de capturer les oiseaux d'eau et de ramasser illicitement leurs œufs.

Le tourisme incontrôlé (guides et visiteurs non avertis et non sensibilisés aux bonnes pratiques écotouristiques), engendre également un impact négatif sur la lagune, notamment à travers le dérangement de l'avifaune et le rejet des déchets solides directement dans le site. Ces dérangements perturbent les oiseaux durant leurs différentes activités, ce qui pourrait entraîner une diminution de leurs effectifs dans le site (Benhoussa, 2000).

Pollution et eutrophisation

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. Par ailleurs, le système d'assainissement de l'autoroute déverse une partie des eaux de ruissellement directement dans la lagune, ce qui augmente les concentrations des hydrocarbures et de certains métaux lourds dans les eaux et les sédiments du site (Benhoussa, 2000 ; Alaoui *et al.*, 2010 ; Maanan *et al.*, 2013).

L'extension de l'agglomération urbaine de Moulay Bousselham génère aussi un impact négatif par le biais des eaux usées et des déchets solides qui sont déposés dans des décharges non contrôlées, éparpillées autour de la lagune, en particulier en été où la population augmente considérablement.

Ces incidences sur le milieu physique de la lagune auraient des répercussions inévitables sur les différentes composantes biologiques de l'écosystème.

IV.2. Nécessite d'une gestion intégrée du site

En plus de ces menaces directes sur le milieu physique et les composantes biotiques du site, la lagune Merja Zerga est pourvue d'un système administrative et juridique

très complexe. En effet, la gestion de Merja Zerga fait intervenir plusieurs ministères et administrations (Benhoussa *et al.*, 2003) :

- les chenaux (eaux de surface) font partie du domaine Maritime,
- une partie des vasières dépend du Ministère des Travaux Publics,
- les composantes de la réserve naturelle (flore et faune), ainsi que la réglementation de la chasse sont sous contrôle du Haut Commissariat aux Eaux et Forêts et à la Lutte Contre la Désertification,
- La majorité des terres agricoles ayant un statut collectif sont sous la tutelle du Ministère de l'Intérieur,
- etc.

Rappelons aussi que la législation nationale reste dépourvue de textes juridiques clairs, conférant un statut particulier de gestion et de protection propre aux zones humides.

Malgré tous les efforts déployés par tous ces acteurs dans la conservation et la gestion de Merja Zerga, la diversité de ces intervenants complique la gestion efficace du site et la mise en œuvre fluide des solutions, dans la mesure où leurs interventions dans la zone humide sont variées et souvent difficiles à réunir autour des mêmes objectifs de développement.

La gestion efficace du site ne peut être défendue que dans un cadre d'intégration et de coordination entre les différents acteurs affectant la zone humide, y compris la population locale. Cela suppose la mise en place d'un statut intégrateur de gouvernance, dédié à la réserve biologique de Merja Zerga, qui traite les différentes composantes du site sous une même disposition juridique. La mise en place d'un tel mécanisme modifiera en profondeur le rapport avec la lagune et permettra de gérer au mieux la réserve biologique et de favoriser le développement social, environnemental, économique et touristique, etc.

A cela s'ajoute la nécessité d'une bonne connaissance des composantes écologiques du site (milieu physique, espèces, fonctions et interactions). L'approfondissement de ce

type de connaissances constitue, en fait, la principale étape nécessaire à la mise en œuvre des mesures efficaces de gestion et de conservation.

La présente étude se veut une contribution dans ce cadre, en visant d'apporter des connaissances détaillées sur quelques aspects du fonctionnement de cet écosystème exceptionnel.

PARTIE II

LES COMMUNAUTES MACROBENTHIQUES DES HABITATS INTERTIDIAUX DE MERJA ZERGA



Perningia ulvae



Hediste diversicolor



Heteromastus filiformis



Scrobicularia plana



Cerastoderma edule



Cyathura carinata

F. TOUHAMI

CHAPITRE 3

STRUCTURE ET ORGANISATION SPATIALE DES COMMUNAUTES BENTHIQUES ET ROLE DES CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES

I. INTRODUCTION

La macrofaune benthique constitue un élément clef du fonctionnement des écosystèmes intertidaux à travers son rôle prépondérant dans les réseaux trophiques benthiques et pélagiques. La plupart des espèces macrobenthiques représentent, en fait, une ressource nutritionnelle primordiale pour de nombreux consommateurs de rang supérieur, tels que les crustacés épibenthiques, les poissons et plus particulièrement les oiseaux de rivage (McLusky & Elliott, 2004 ; Rolet *et al.*, 2014 ; Lourenço *et al.*, 2015). Ces oiseaux typiquement benthivores constituent les principaux consommateurs benthiques des habitats intertidaux, notamment pendant les périodes d'hivernage et lors des escales migratoires pré- et post-nuptiales (van de Kam *et al.*, 2004).

La connaissance détaillée du macrobenthos apparaît, par conséquent, essentielle pour la compréhension du fonctionnement des écosystèmes côtiers et constitue une étape majeure pour la mise en œuvre des mesures de gestion et de conservation efficaces.

Le présent chapitre vise à étudier la composition, la structure et l'organisation spatiale des communautés macrobenthiques des habitats intertidaux de Merja Zerga. Les facteurs environnementaux qui influencent à la fois la structure et le

fonctionnement de ces communautés ont été également étudiés. Les cartes de répartition des peuplements benthiques des zones d'alimentation des limicoles, constituent des outils incontournables permettant aux gestionnaires d'identifier les zones à forts enjeux de conservation.

II. MATERIELS ET METHODES

II.1. Stratégie d'échantillonnage

L'objectif d'une stratégie d'échantillonnage consiste à planifier soigneusement l'échantillonnage, afin de parvenir à une estimation la plus précise possible des paramètres étudiés et de leur variabilité, en assurant le meilleur compromis entre les objectifs de l'étude préalablement fixés et les contraintes naturelles et logistiques (temps disponible, matériel, ressources financières, etc.).

L'objectif principal de cette étude consiste à comprendre la composition, la structuration et le fonctionnement des peuplements macrobenthiques des habitats intertidaux de la lagune Merja Zerga pour mieux évaluer leur rôle trophique dans la distribution des limicoles hivernants au niveau de ce site.

Partant de cet objectif et des connaissances préalables disponibles sur la lagune Merja Zerga, le choix des stations d'étude a été réalisé de manière à assurer une bonne couverture de la zone intertidale de la lagune, qui constitue l'habitat clé pour l'alimentation des limicoles.

La période d'étude a été choisie pour couvrir une bonne partie de la période d'hivernage (hiver 2013-2014). Durant cette période hivernale la lagune reçoit le plus grand nombre de limicoles, qui constituent les principaux consommateurs de la faune benthique (Benhoussa, 2000 ; Dakki *et al.*, 2001 ; Qninba *et al.*, 2007). Présument que, durant ces périodes, les oiseaux se nourrissent intensivement et ainsi les structures sous-jacentes à l'utilisation des habitats et au comportement alimentaire, émergent plus clairement (Kober, 2004).

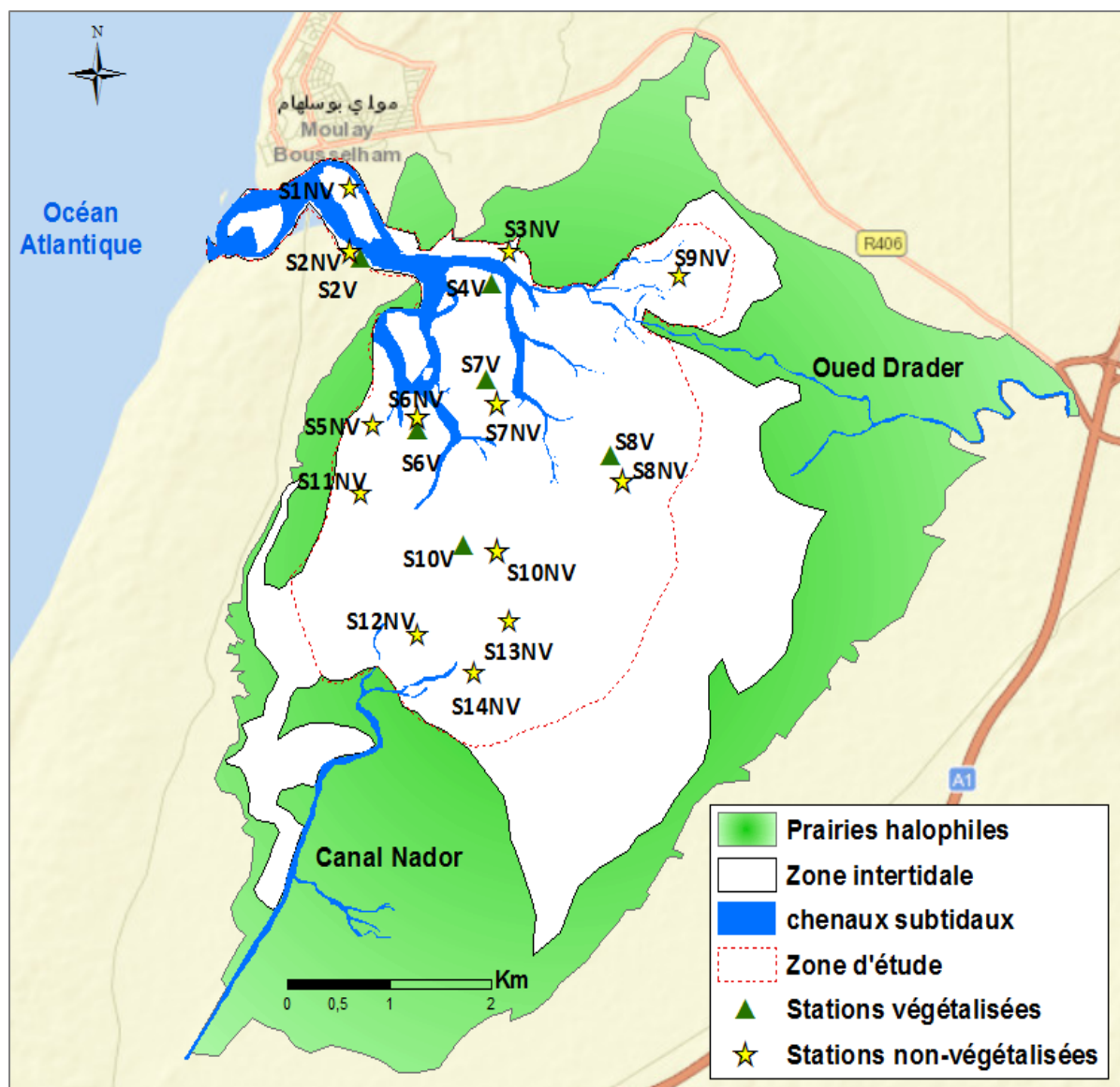


Figure 9 : Morphologie générale de la lagune Merja Zerga et localisation des dix-neuf stations d'échantillonnage (SV = Stations végétalisées (présence d'herbier) ; SNV = Stations non végétalisées).

L'échantillonnage de la macrofaune benthique a été effectué au niveau de dix-neuf stations intertidales (Fig.9). Etant donné l'hétérogénéité des habitats de la lagune de Merja Zerga, le choix de ces stations a été basé sur une stratégie d'échantillonnage à la fois stratifié et aléatoire, permettant de prendre en considération l'hétérogénéité du milieu. Ainsi, le choix des stations d'échantillonnage a été réalisé selon trois principaux critères :

- Le premier est l'hétérogénéité du substrat qui est classiquement reconnue comme un facteur de structuration fort des communautés benthiques ;
- Le second critère qui n'est pas de moindre importance, est relatif à la présence ou l'absence des herbiers ;
- Le troisième est d'ordre spatial, l'échantillonnage a été effectué pour couvrir la majorité des secteurs intertidaux fréquemment utilisés par les limicoles.

II.2. Echantillonnage et traitement des échantillons

II.2.1. Macrofaune benthique

a) Echantillonnage sur le terrain

Les engins de prélèvement permettant d'échantillonner les milieux benthiques sont nombreux et dépendent souvent de la nature du milieu et de l'objectif fixé (échantillonnage qualitatif, quantitatif, etc.). Les plus utilisés sont les carottiers à main, les bennes, les dragues et les quadrats, etc.

Dans cette étude, nous avons opté pour un carottier à main (Fig.10a), parce qu'il est adéquat avec le substrat meuble et humide de notre zone d'étude. Le carottage est facile et rapide à mettre en œuvre. Il nécessite peu de matériel et permet une bonne précision des résultats. Il permet en outre de varier la profondeur de prélèvement pour être en adéquation avec les possibilités d'alimentation des oiseaux. Les carottes prélevées peuvent être découpées en plusieurs tranches selon la profondeur, afin d'obtenir une répartition verticale exacte des proies dans le profil sédimentaire.

Dix-neuf stations de caractéristiques mésologiques différentes (Fig.9), ont été échantillonnées en hiver 2013-2014, à marée basse au niveau des sablières et des

vasières intertidales de la lagune. L'accès à ces stations a été possible par une barque à moteur et une barque à fond plat pour les stations les plus éloignées des chenaux.

Les prélèvements ont été réalisés à l'aide d'un carottier en PVC, d'un diamètre de 12.5 cm jusqu'à une profondeur de 20 cm. Trois répliques de dix carottes chacun, ont été effectués par station ; soit un total de 570 carottes prélevées sur une surface totale de l'ordre de 6.84 m².

Toutes les carottes prélevées ont été découpées in situ en trois tranches verticales (0-5 cm, 5-15 cm et > 15 cm), les tranches similaires ont été regroupées pour chaque réplique. Chaque tranche verticale a été ensuite lavée, séparément in situ sur un tamis de 1 mm² de vide de maille (Fig.10b). Le refus de chaque tamis a été ensuite soigneusement retiré et conservé dans un sac en plastique rempli d'eau de lagune formolée à 4% et coloré au Rose Bengale. Des étiquettes d'identification des stations, faites du papier calque, remplies à l'aide d'un crayon carbone qui ne se décolore pas dans le formol ont été placées dans les sacs. La paroi extérieure des sacs a été également identifiée avec un marqueur indélébile.

b) Analyses au laboratoire

Le traitement des échantillons benthiques au laboratoire a été réalisé en quatre étapes:

Tri : au laboratoire, le formol a été retiré par rinçage sur un tamis de 1 mm² de vide de maille. Le tri a eu lieu dans une cuvette pour chaque refus de tamis, à l'œil nu ou à l'aide d'une loupe (Fig.10c). La coloration rosée de la faune (par le Rose Bengale) a facilité cette opération en permettant de dissocier plus rapidement l'ensemble des organismes macrobenthiques du sédiment. Une première répartition taxonomique grossière a été faite à ce niveau de traitement. Les échantillons ont été ensuite stockés dans des piluliers contenant une solution d'alcool à 70%.

Détermination : l'identification de la macrofaune a été faite à l'aide d'une loupe binoculaire (LEICA EZ4 HD) et un microscope (LEICA DM750) pour l'observation de certains détails indispensables à une détermination précise et fiable (Fig.10d). L'identification jusqu'au rang spécifique n'était pas toujours possible, ainsi dans

certain cas, les spécimens ont été classés au niveau taxonomique le plus bas possible. Le recours à de nombreux ouvrages de référence et clés de détermination a été indispensable. Les noms scientifiques des espèces ont été mis à jour en utilisant le registre mondial des espèces marines (World Register of Marine Species - WoRMS).

Évaluation de la densité : pour chaque échantillon, la richesse spécifique et le nombre d'individus par espèce ont été évalués. Pour certains individus de polychètes, mal conservés, seule la partie avec la tête a été comptée pour éviter les doubles comptages. Le dénombrement des individus a été effectué pour chaque combinaison de taxon/réplica/tranche verticale/station. Les données obtenues ont été exprimées en densités (nombre d'individus/m²).

Évaluation de la biomasse : Les mesures de la biomasse fournissent des informations fondamentales et nécessaires aux études liées aux activités alimentaires de l'avifaune et au transfert d'énergie à travers les réseaux trophiques. En général, il existe trois techniques de mesure de la biomasse qui sont régulièrement utilisées dans les études benthiques : le poids humide, le poids sec et le poids sec libre de cendre (van der Meer *et al.*, 2005).

Dans cette étude, nous avons choisi la méthode, la plus recommandée en écologie benthique, celle du Poids Sec Libre de Cendre (PSLC ou AFDW "Ash-Free Dry Weight") (Triplet, 2012). Elle a pour principal avantage l'atténuation des effets des variations entre les individus d'une même espèce dus aux contenus stomacaux (van der Meer *et al.*, 2005) et comme principal inconvénient la destruction de tous les spécimens irrémédiablement après la crémation.

Pour déterminer le PSLC, les individus de chaque espèce ont été séchés à l'étuve (Memmert) à 60°C pendant 48h, jusqu'à stabilisation de la masse sèche. Avant le séchage, les chairs des mollusques ont été extraites des coquilles directement par une pince ou par décalcification avec l'Acide chlorhydrique (HCL). A la fin du séchage, la première pesée a été effectuée à l'aide d'une balance de précision de 0.1 mg (KERN ABS 220-4 Analytical Balance), afin d'obtenir le poids sec (PS). Les échantillons ont été ensuite passés au four à calcination (MuffelFurnace NABERTHERM LE 2/11 R6)

et brûlés à 450°C pendant 4 h. La deuxième pesée à la suite de la crémation donne le poids de cendre (PC). La différence entre les deux valeurs (PS) et (PC) donne le poids sec libre de cendre (PSLC). Les mesures de biomasse ont été effectuées pour chaque combinaison de taxon/réplica/tranche verticale/station. A partir de ces données, la biomasse de tous les échantillons benthiques a été estimée en g PSLC/m².

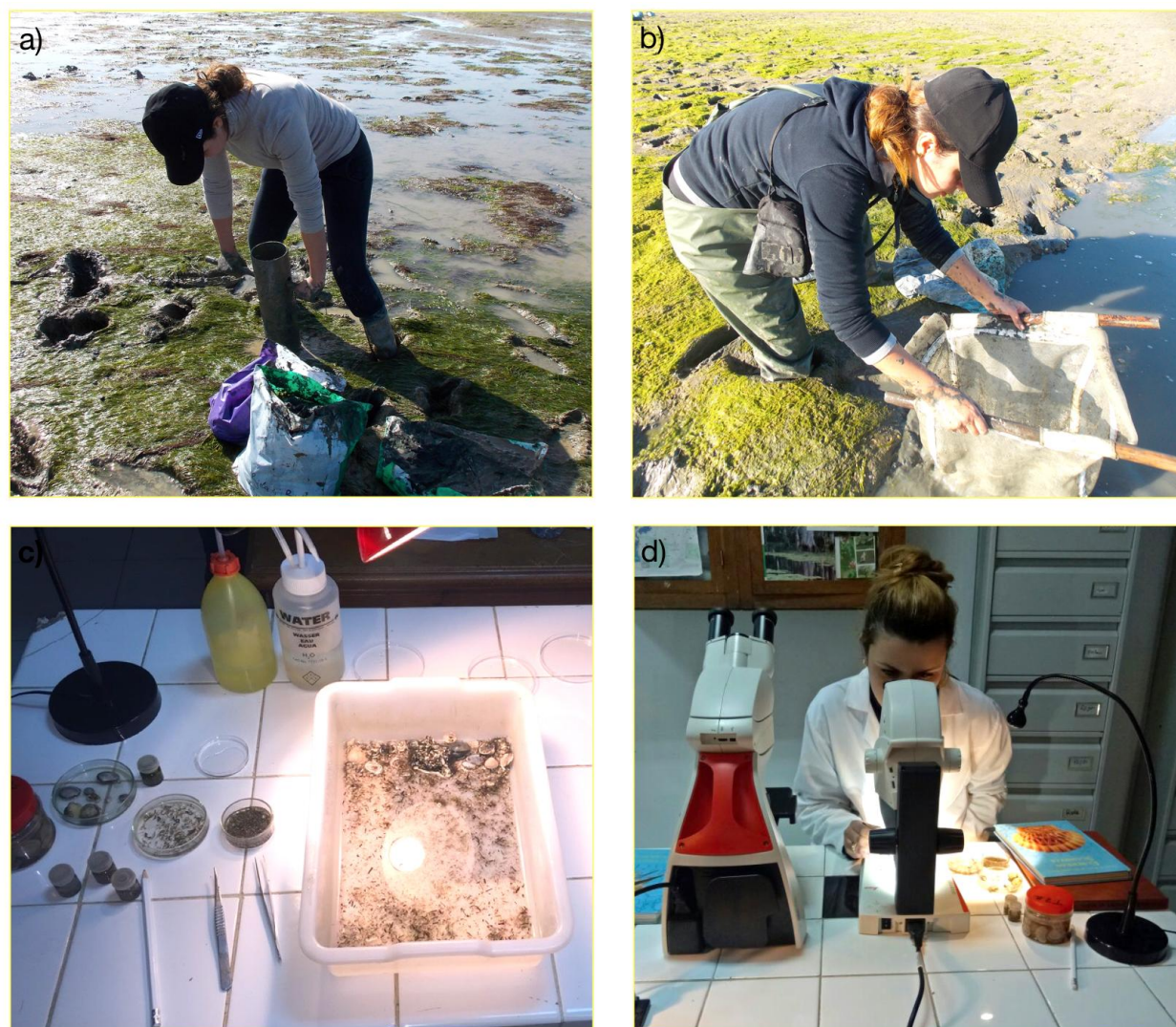


Figure 10 : Illustrations de quelques étapes d'échantillonnage et de traitement des échantillons benthiques. (a) : Echantillonnage de la macrofaune benthique à l'aide d'un carottier à main sur un habitat végétalisé (herbiers). (b) : lavage des échantillons prélevés sur le terrain avec un tamis de 1 mm² de vide de maille. (c) : Tri des organismes benthiques et première séparation taxonomique grossière. (d) : Etape de détermination des espèces benthiques collectées.

II.3. Conditions environnementales

Les conditions environnementales constituent une composante essentielle aux études relatives à l'écologie benthique et au fonctionnement de l'écosystème de manière générale. Dans cette étude, nous nous sommes intéressés aux paramètres sédimentaires et hydrologiques de la lagune, classiquement reconnus comme des facteurs de structuration forts de ce type de milieu.

a) Paramètres sédimentaires

Sur le terrain, chaque échantillon de la macrofaune benthique a été accompagné d'un échantillon du sédiment. Les carottes sédimentaires obtenues ont été également découpées en trois tranches verticales (0-5 cm, 5-15 cm et > 15 cm) et conservées séparément pour déterminer la granulométrie du substrat et la teneur en matière organique. Au laboratoire, les échantillons destinés à ces analyses ont été séchés à l'étuve jusqu'à obtention d'un poids sec constant.

Granulométrie du substrat

Les 250 g du substrat destinés à l'analyse de la granulométrie ont été lavés à l'eau sur un tamis de 63 μm de maille. Le refus a été remis à l'étuve jusqu'à déshydratation et pesé de nouveau. La différence de poids a permis de déterminer le poids de la fraction de pélites. Le sédiment restant a été homogénéisé et tamisé sur une colonne de tamis AFNOR (de 63 à 2000 μm) montée sur un tamiseur électrique (Electromagnetic sieve shaker RP200N). Les refus de chaque tamis ont été ensuite collectés et pesés et les résultats ont été exprimés en pourcentage, afin de comparer l'importance des différentes fractions granulométriques. En tenant compte de la classification de Chassé & Glémarec (1976), trois fractions ont été identifiées, les pélites ($\emptyset < 63 \mu\text{m}$), les sables fins ($63 \mu\text{m} < \emptyset < 500 \mu\text{m}$) et les sables grossiers-graviers ($500 \mu\text{m} < \emptyset < 2000 \mu\text{m}$).

Teneur en matière organique

La teneur en matière organique a été évaluée par la méthode de perte au feu. Trois répliques de 4 g prélevés de chaque échantillon de sédiment déjà séché à l'étuve, puis

placés au four à calcination à 450°C pendant 4h, afin d'obtenir le poids sec de matière minérale (Byers *et al.*, 1978). La différence de masse entre le poids sec et le poids sec de matière minérale donne une estimation du poids sec de la matière organique dans le sédiment. Les résultats ont été ensuite exprimés en pourcentage.

b) Paramètres hydrologiques

Sur le terrain, les prélèvements biologiques et sédimentaires ont été accompagnés par la mesure des paramètres hydrologiques à l'aide d'un multi-paramètre électronique (Consort C 561 multi parameter analyser) dans les eaux du chenal le plus proche à la station d'échantillonnage. Les paramètres hydrologiques retenus pour cette étude sont : la salinité, la conductivité, la résistivité, la température de l'eau et le taux des solides dissous.

II.4. Analyses des données

Typologie mésologique des stations

Afin d'étudier la typologie mésologique des stations, nous avons appliqué à nos données mésologiques (matrice croisée : stations x paramètres environnementaux), une **Analyse en Composantes Principales (ACP)**. Cette technique constitue un grand classique de l'analyse des données de la statistique multivariée, qui consiste à transformer des variables corrélées entre elles en nouvelles variables de nombre réduit (composantes principales), permettant de synthétiser et de mieux visualiser l'information initiale. En fait, l'ACP permet de projeter dans un ou plusieurs plans factoriels, la meilleure représentation possible des distances euclidiennes existant entre les individus ou les variables d'un tableau de contingence, le long des axes factoriels. Les premiers axes principaux de l'ACP correspondent à ceux qui expliquent le maximum de la variance entre les objets du tableau de contingence. Les liaisons existant entre les variables sont exprimées par des vecteurs orthonormés, dont la direction reflète les corrélations entre les variables.

Dans cette étude, nous avons utilisé des ACP normées, où les variables ont été préalablement centrées et réduites, afin de donner la même importance à toutes les variables utilisées. Cette méthode d'ordination a permis, d'une part, de visualiser les

similarités et les dissemblances entre les différents groupes de stations en fonction de leurs caractéristiques environnementales et d'autre part, d'étudier les corrélations entre les différentes variables mésologiques responsables de cette structuration.

Paramètres de structure et de diversité des peuplements benthiques

Afin de décrire et de comparer la structure et l'organisation des peuplements benthiques, la première approche consiste à évaluer, dans un premier temps, la structure générale de ces peuplements. Ainsi, une première analyse de la structure générale de nos peuplements benthiques a été approchée à l'aide de cinq paramètres de structure et de diversité, qui sont complémentaires, universels, simples d'utilisation et d'interprétation. Ces paramètres très utilisés en écologie benthique, permettent de décrire de manière quantitative les peuplements et donnent des quantités importantes d'informations, permettant une meilleure compréhension de la structure des communautés, et ainsi une meilleure gestion de leurs milieux naturels. Pour les analyses de la distribution spatiale que nous présentons dans ce chapitre, toutes les tranches sédimentaires (0-5 cm 5-15 cm et >15 cm) ont été mises ensemble pour évaluer les paramètres suivants :

Richesse Spécifique : correspond au nombre d'espèces inventoriées par station.

Densité : nombre d'individus collectés par unité de surface (ind.m⁻²).

Biomasse : poids sec libre de cendre par unité de surface (g PSLC.m⁻²) ;

Indice de diversité de Shannon-Wiener (H') : permet d'exprimer la diversité en prenant en compte le nombre d'espèces et l'abondance des individus dans chacune de ces espèces. Il se calcule par la formule suivante :

$$H' = - \sum_i^S (P_i \times \log_2 P_i) \text{ (en bits)}$$

S = nombre d'espèces dans un échantillon ; P_i = dominance de l'espèce i (P_i = N_i/N) ; N_i = effectif de l'espèce i dans l'échantillon ; N = effectif total de l'échantillon.

Ainsi, H' est minimal (0) quand l'échantillon ne contient qu'une seule espèce, ou bien une espèce domine très largement toutes les autres. Il est maximal (log₂ (S)) lorsque toutes les espèces ont la même abondance.

Indice d'équitabilité de Piélou (J') : l'indice de Shannon est souvent accompagné par l'indice d'équitabilité de Piélou. Cet indice représente le rapport de la diversité réelle (H') à la diversité maximale (H'max) :

$$J' = H'/H'max$$

L'indice d'équitabilité varie de 0 (une seule espèce domine tout le peuplement) à 1 (équirépartition des individus dans les espèces).

Les deux indices (H' et J') restent dépendants de la taille des échantillons et du type d'habitat. Leur valeur est relativement basse dans les eaux de transition comme les lagunes, deltas et estuaires (Grall & Coïc, 2005).

Identification et caractérisation des assemblages benthiques

Les méthodes univariées présentées en dessus permettent de caractériser les tendances générales des communautés benthiques. Cependant, elles ne prennent pas en compte les espèces et ne permettent pas d'étudier les changements de composition spécifique (Grall & Coïc, 2005). L'utilisation des méthodes plus puissantes, telles que les techniques multivariées, s'avère donc fondamentale pour analyser plus précisément la structure, l'organisation et la composition des communautés benthiques, et de dégager les liens susceptibles d'exister entre ces communautés et les variables environnementales. Il existe de nombreuses techniques d'analyse multivariées, permettant d'obtenir des résultats très variés. Dans cette étude, nous avons choisi l'utilisation concomitante de plusieurs types d'analyses complémentaires afin de mieux cerner la structure et l'organisation de nos données faunistiques :

La Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) : Afin d'étudier la variabilité spatiale des peuplements benthiques des habitats intertidaux de Merja Zerga, une classification ascendante hiérarchique (CAH) a été appliquée à notre matrice des données (matrice croisée des densités moyennes : stations x espèces benthiques). Cette méthode consiste à regrouper les stations les plus proches sous forme d'un dendrogramme, dont la longueur des branches représente leur degré de similarité. Ainsi, la CAH a permis d'identifier les différents assemblages benthiques à partir des dix-neuf stations échantillonnées. Les

données des densités ont été préalablement transformées en racine carrée pour atténuer les phénomènes de forte dominance de certaines espèces. La mesure de similarité entre les échantillons, a été effectuée par le coefficient de Bray-Curtis, permettant de regrouper les stations en fonction du nombre d'espèces en commun. La procédure SIMPROF (Similarity Profile analysis) a été utilisée pour regrouper de manière statistiquement significative, les stations au sein d'un même assemblage benthique.

L'Analyse MDS (Multi Dimensional Scaling analysis) : la classification ascendante hiérarchique a été suivie par l'analyse d'ordination MDS. Ces deux techniques étant complémentaires, permettent de mieux délimiter les assemblages de stations en fonction de leur composition faunistique. Rappelons que l'analyse MDS a été aussi réalisée sur la matrice des densités transformées préalablement en racine carrée et que la matrice de similarité a été générée en utilisant le coefficient Bray-Curtis. La représentation graphique résultante de cette analyse montre le degré de similarité entre les différentes stations dans un espace à deux dimensions. Plus les points-stations sont proches les uns des autres, plus leurs assemblages d'espèces sont similaires. L'évaluation de la qualité de la représentation graphique issue de cette analyse se fait par le stress de Kruskal qui varie entre 0 et 1. Une valeur inférieure à 0.1 traduit une excellente représentation, entre 0.1 et 0.25 satisfaisante, entre 0.25 et 0.5 médiocre et les valeurs supérieures à 0.5 révèlent une représentation aléatoire.

Le Test ANOSIM (Analysis Of Similarities) : Ce test non-paramétrique a été utilisé pour tester statistiquement l'existence ou non d'une différence significative dans la composition des différents assemblages identifiés par les représentations graphiques MDS et CAH. L'approche de ce test consiste à comparer les échantillons appartenant aux différents groupes et les échantillons au sein de chaque groupe. Ainsi, si les groupes identifiés ont des compositions différentes, les échantillons appartenant à chacun de ces groupes devraient avoir des compositions spécifiques plus semblables que celles des échantillons appartenant à des groupes différents.

La statistique R de ce test est basée sur la différence des rangs moyens entre les groupes (r_B) et à l'intérieur des groupes (r_W):

$R = (r_B - r_W) / (N(N-1) / 4)$ avec N : nombre des échantillons

La valeur de R varie entre -1 et +1. La valeur 0 indique un regroupement complètement aléatoire. Les valeurs positives suggèrent plus de similarité au sein des assemblages alors que les valeurs négatives supposent une plus grande similarité entre les assemblages.

L'Analyse SIMPER (Similarity Percentages analysis) : a été utilisée pour calculer la contribution des espèces à la similarité de chaque assemblage benthique à condition que ce dernier comprenne au moins deux échantillons. La caractérisation de chaque assemblage a été effectuée par l'identification des espèces les plus contributives à la similarité de l'assemblage benthique.

Comparaison des assemblages benthiques

Avant de comparer les paramètres de structure et de diversité (Richesse spécifique, Densité, Biomasse, indice H' et indice J') entre les différents assemblages benthiques identifiés, nous avons testé la normalité des données (avec le test de Shapiro-Wilk) et l'homogénéité de variance (avec le test de Bartlett). Après la transformation logarithmique des données de densité et de biomasse, les hypothèses paramétriques ont été confirmées pour tous les paramètres. Par conséquent, **l'analyse de variance ANOVA** et le test de comparaison multiple **post-hoc de Tukey** ont été utilisés pour comparer les assemblages benthiques.

Relations entre les paramètres environnementaux et la macrofaune

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).¹

Elaboration des cartographies de distribution

Afin de mieux visualiser et faciliter la lecture de nos résultats, nous avons élaboré des cartes de distribution spatiale des paramètres environnementaux (paramètres sédimentaires et hydrologiques). Les données benthiques relatives à la richesse spécifique, la densité et la biomasse ont été aussi cartographiées, en appliquant la technique d'interpolation IDW (Inverse Distance Weighting)².

III. RESULTATS

III.1. Conditions environnementales

Granulométrie du substrat

L'analyse de la représentation graphique de la distribution spatiale des paramètres sédimentaires, montre que ces derniers se répartissent selon un net gradient spatial aval-amont (Fig.11). Le taux de pélites par station suit un gradient croissant en allant de la zone de passe vers les stations les plus éloignées des chenaux, situées en amont de la lagune (S12NV, S13NV et S14NV). Alors que les taux de sables fins et de sables grossiers-graviers suivent un gradient inverse, enregistrant les taux les plus élevés dans les stations localisées dans la partie aval (S1NV, S3NV, S2NV et S4V). Trois types sédimentaires ont été identifiés au niveau des habitats intertidaux de Merja Zerga, selon la classification sédimentaire de Chassé & Glémarec (1976) :

¹NB : toutes les analyses statistiques effectuées dans le cadre de cette thèse ont été réalisées à l'aide du logiciel PRIMER 7 (Clarke & Gorley, 2015), du logiciel STATISTICA 10 et le logiciel R 3.4.1 (R CoreTeam, 2016).

²NB : toutes les cartographies réalisées dans cette thèse ont été élaborées par le logiciel ArcGIS 10.3 (ESRI, 2011).

Sables fins envasés : représentés par les stations aval de la lagune (S1NV, S2NV, S3NV et S4V), caractérisées d'une part par un taux de pélites ne dépassant pas 35%, et d'autre part, par un taux de sables fins supérieur à 58%. Notons que la partie grossière de ces stations est constituée principalement des débris de coquilles.

Vases sableuses : représentées par les stations (S5NV, S6V, S6NV, S7V, S7NV, S8V, S8NV, S9NV, S10NV), caractérisées par un taux de pélites compris entre 57% et 84% et un taux de sables fins de moins de 40%.

Vases pures : représentées par les stations amont (S10V, S11NV, S12NV, S13NV et S14NV), ainsi que la station végétalisée S2V. Ces stations sont caractérisées par un taux de pélites très important qui dépasse 85%.

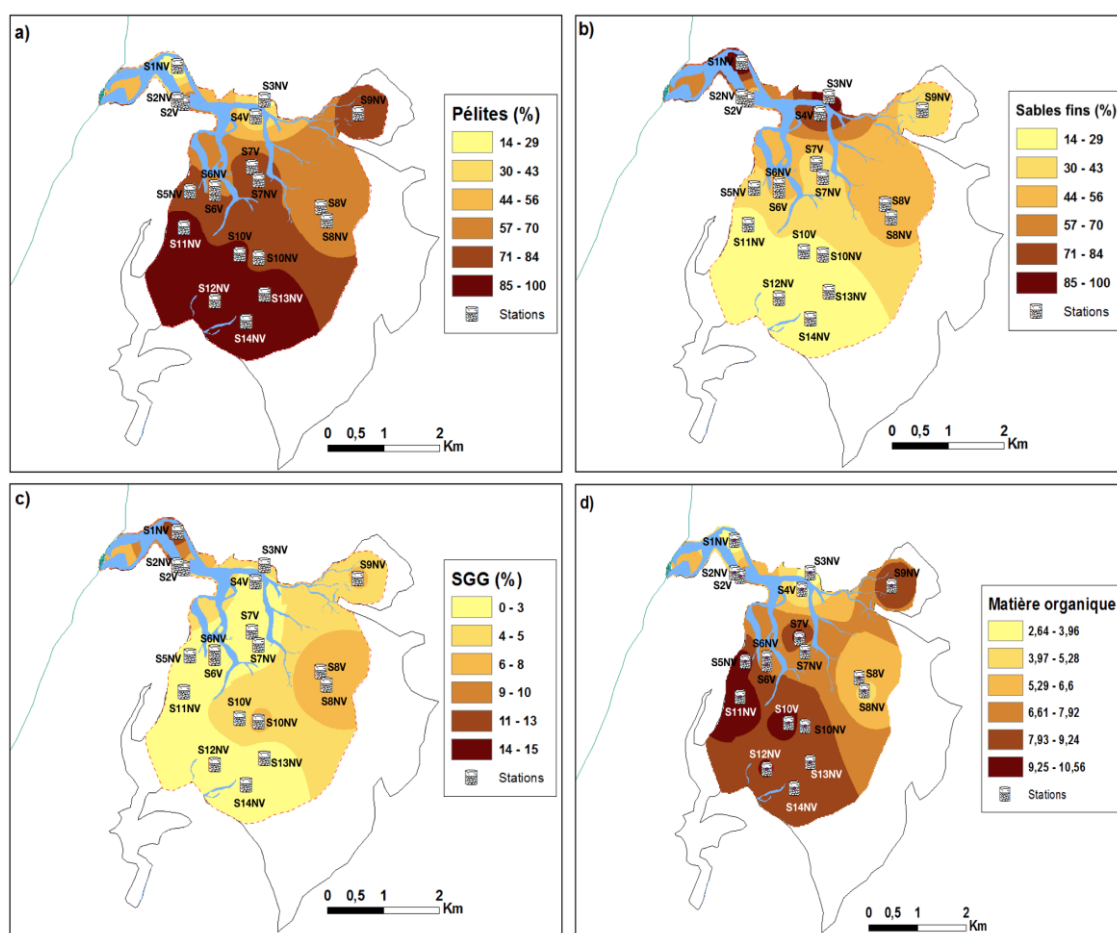


Figure 11 : Variation spatiale des paramètres sédimentaires dans la zone d'étude. (a): Taux de pélites ; (b): Taux de sables fins ; (c): Taux de sables grossiers-graviers (SGG); (d): Teneur en matière organique.

Teneur en matière organique

Les teneurs en matière organique dans les sédiments intertidaux de la lagune varient entre 2.64% enregistrée dans la station S1NV et 10.56% relevée dans la station S11NV (Fig.11-d). Les taux les plus faibles en matière organique sont notés dans les stations situées en aval de la lagune, lesquelles sont caractérisées par un faible taux de pélites ne dépassant pas les 35% (Sables fins envasés). Par contre les teneurs les plus élevées en matière organique sont enregistrées dans les stations localisées au niveau des vasières centrales et périphériques, où les taux les plus élevés en pélites ont été enregistrés. Il s'agit des stations identifiées comme vases sableuses et vases pures.

Par ailleurs, les stations végétalisées montrent des teneurs en matières organiques (ainsi que des taux de pélites), plus élevées que les stations non végétalisées, même si ces dernières se trouvent au voisinage immédiat des stations végétalisées.

Caractéristiques hydrologiques

La salinité montre un gradient décroissant de l'aval vers l'amont de la lagune (Fig.12-a), ses valeurs varient entre 34 mesuré au niveau de la station, la plus océanique S1NV, et 2.34 relevé dans les stations S12NV, S13NV et S14NV localisées au niveau de l'embouchure du Canal Nador.

La conductivité et le taux des solides totaux dissous varient dans le même sens que la salinité (Fig.12). Alors que la résistivité montre un gradient inverse en augmentant de l'aval vers l'amont (Fig.12).

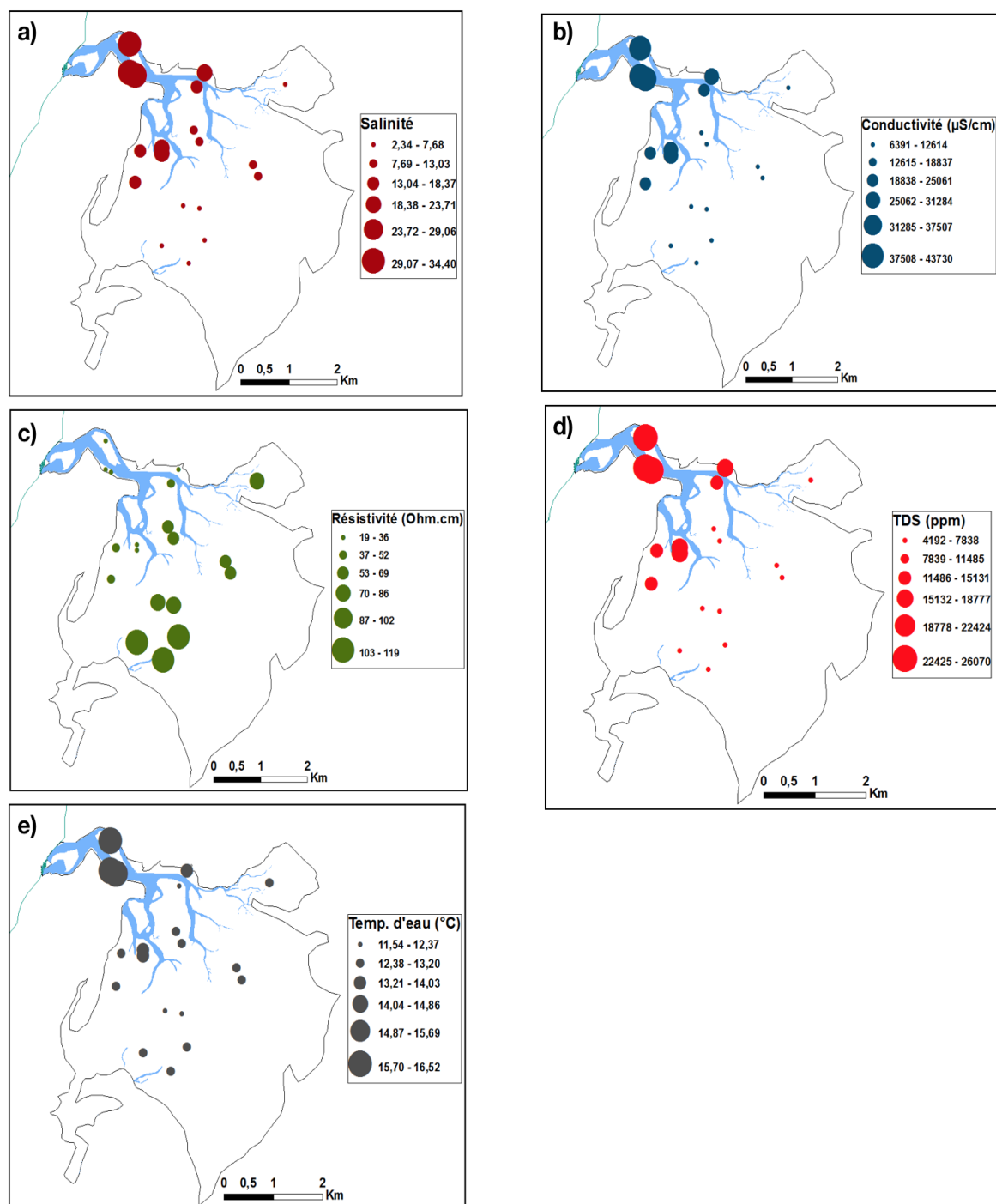


Figure 12 : Variation spatiale des paramètres hydrologiques dans les dix-neuf stations d'étude. (a): Salinité ; (b): Conductivité, (c): Résistivité ; (d): Total des solides dissous ; (e): Température de l'eau.

Typologie mésologique des stations

Afin d'étudier la typologie mésologique des stations et d'identifier les paramètres environnementaux responsables de cette organisation, nous avons appliqué à notre tableau initial des variables environnementales, une analyse en composante principale (Fig.13). La distribution obtenue au niveau du premier plan factoriel traduit d'une manière suffisamment précise presque la totalité de l'information contenue dans notre matrice des données initiales (presque 87% au total - Dimension1 (70.75%) et Dimension2 (16.07%)).

L'analyse de cette distribution a permis d'identifier trois groupes de stations, répartis le long d'un gradient aval-amont (Fig.13). L'organisation mésologique des stations est gérée principalement par la salinité, la teneur en matière organique et la granulométrie du substrat.

En effet, les stations du premier groupe1 (S1NV, S2NV, S3NV et S4V), situées en aval, sont caractérisées par des sédiments dominés par la fraction sableuse (en moyenne 67%), avec de faibles teneurs en matière organique (3%) et des eaux ayant des valeurs de salinité et de conductivité élevées. Ces caractéristiques témoignent d'un niveau énergétique assez élevé dû aux courants localisés dans la zone de passe au voisinage du goulet.

La station S2V semble s'éloigner de ce groupe malgré sa proximité spatiale de celui-ci, du fait de la nature vaseuse de son sédiment (Pélites=86%) et de sa teneur élevée en matière organique (9%). Ces caractéristiques sont dues en partie à la présence d'un important tapis d'herbier de zostères au niveau de cette station.

Les deux derniers groupes sont composés des stations situées dans les vasières intertidales centrales et latérales, caractérisées par des sédiments vaseux et riches en matière organique (Groupe 2 : PEL=79% ; OM= 8% et Groupe 3 : PEL=81% ; OM= 8%).

Les stations du groupe 2 possèdent des caractéristiques hydrologiques qui les rapprochent plus du groupe 1 que du groupe 3.

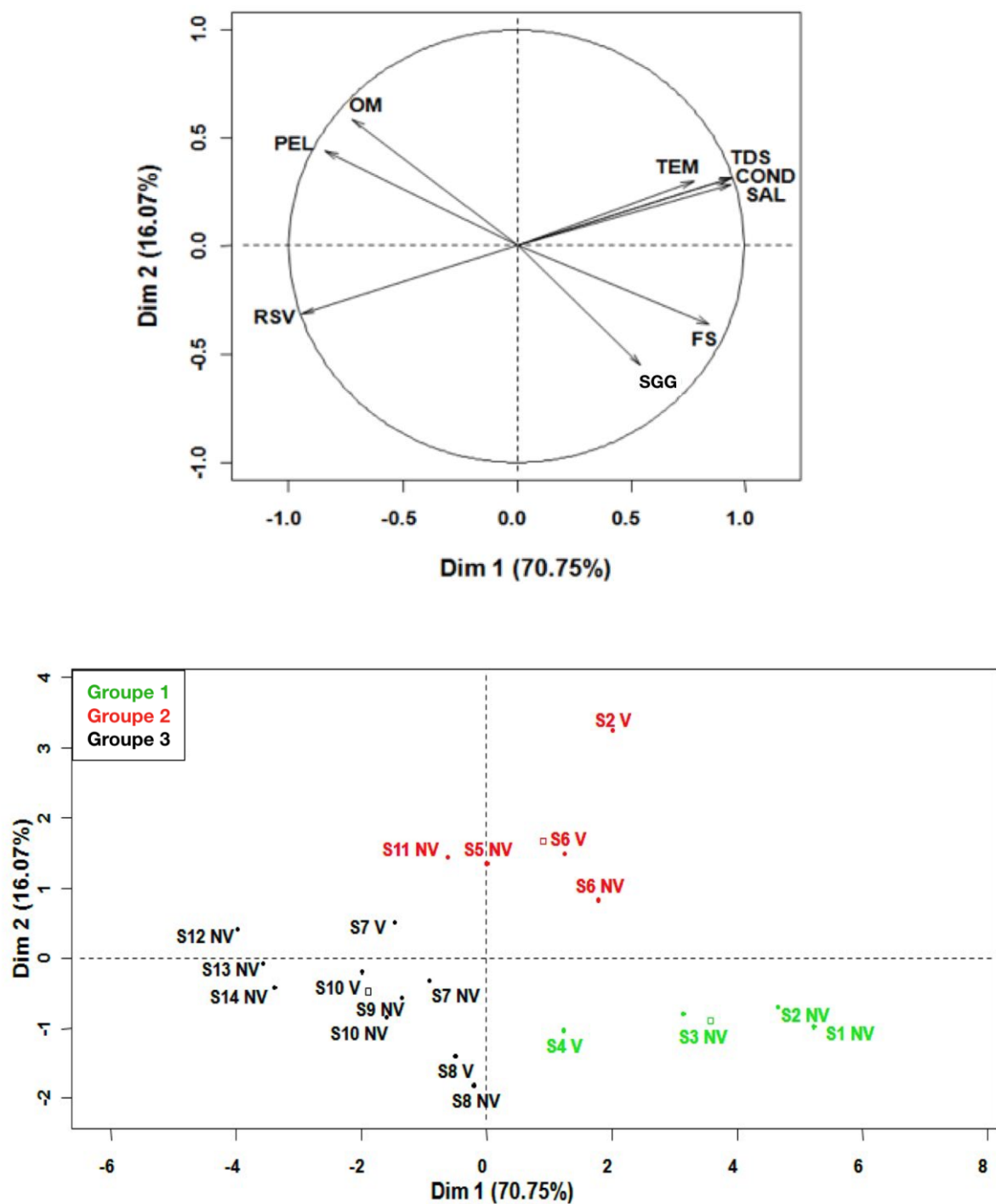


Figure 13 : Résultats de l'analyse en composantes principales. (En haut) : Cercle de corrélation entre les variables environnementales. (En bas) : Répartition des stations dans l'espace factoriel (Dim1-Dim2). OM: matière organique; SGG: sables grossiers-graviers; FS: sables fins; PEL: pélites; SAL: salinité; TEM: température de l'eau; COND: conductivité; RSV: résistivité et TDS: total des solides dissous.

III.2. Structure et organisation des peuplements benthiques

a) Structure globale des peuplements

46 espèces macrobenthiques ont été identifiées dans les dix-neuf stations échantillonnées, appartenant principalement à trois groupes taxonomiques (Fig.14-Tab.2). Les mollusques et les polychètes sont les plus diversifiés avec 14 taxons chacun (31%), suivis des crustacés (13 taxons - 28%). Les mollusques dominent largement en nombre (82%) et en poids (83%).

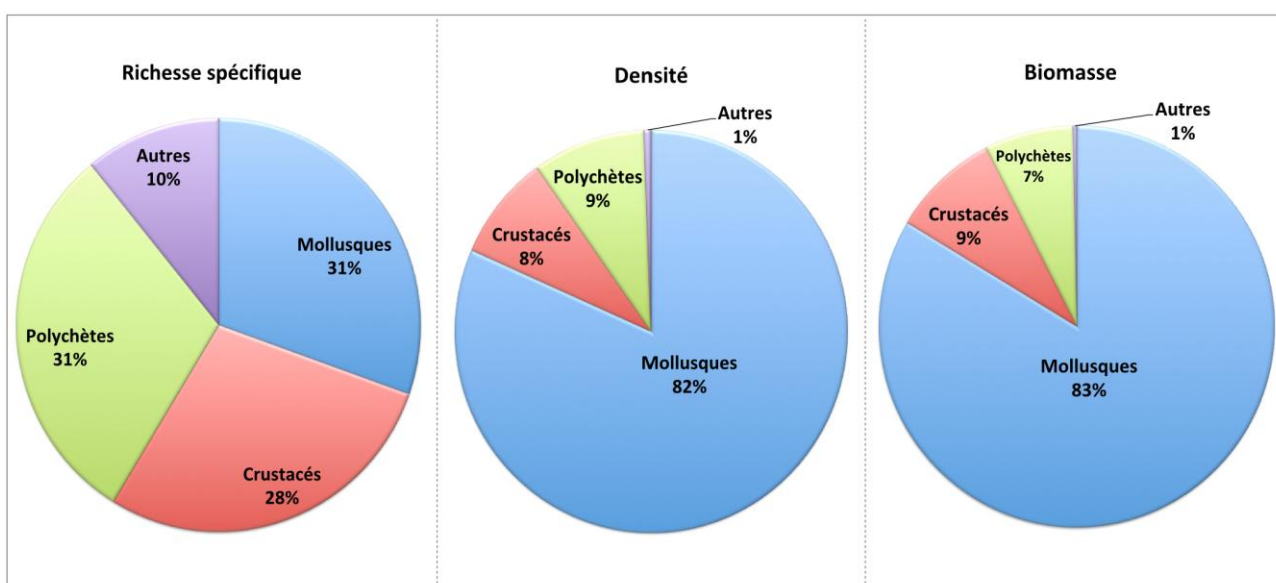


Figure 14 : Partition de la richesse spécifique, la densité et la biomasse entre les groupes taxonomiques identifiés dans les habitats intertidaux de Merja Zerga.

Le nombre d'espèces qui dominent les peuplements benthiques de Merja Zerga est restreint. Le gastéropode *Peringia ulvae* est l'espèce la plus abondante, avec plus de 74% de la densité totale, suivi par *Scrobicularia plana*, *Heteromastus filiformis* et *Hediste diversicolor*.

En termes de biomasse, le bivalve *S. plana* vient en première position avec plus de 43% de la biomasse totale, suivi par *P. ulvae* et le bivalve *Cerastoderma edule* (10%).

Tableau 2 : Liste des taxons benthiques identifiés dans les 19 stations étudiées.

Mollusques	<i>Polydora ciliata</i> (Johnston, 1838)
<i>Abra alba</i> (W. Wood, 1802)	<i>Prionospio fallax</i> (Söderström, 1920)
<i>Abra tenuis</i> (Montagu, 1803)	<i>Pseudopolydora antennata</i> (Claparède, 1869)
<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)	<i>Scoloplos armiger</i> (Müller, 1776)
<i>Cerastoderma edule</i> (Linné, 1758)	<i>Streblospio shrubsolii</i> (Buchanan, 1890)
<i>Cochlis vittata</i> (Gmelin, 1791)	Crustacés
<i>Gibbula pennanti</i> (Philippi, 1846)	<i>Carcinus maenas</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Haminoea navicula</i> (da Costa, 1778)	<i>Clibanarius erythropus</i> (Latreille, 1818)
<i>Hydrobia acuta</i> (Draparnaud, 1805)	<i>Cyathura carinata</i> (Krøyer, 1847)
<i>Nassarius</i> sp.	<i>Gammarus insensibilis</i> (Stock, 1966)
<i>Peringia ulvae</i> (Pennant, 1777)	<i>Idotea chelipes</i> (Pallas, 1766)
<i>Ruditapes decussatus</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Lekanesphaera rugicauda</i> (Leach, 1814)
<i>Scrobicularia plana</i> (da Costa, 1778)	<i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)
<i>Tritia pfeifferi</i> (Philippi, 1844)	<i>Monocorophium acherusicum</i> (Costa, 1853)
<i>Venerupis corrugata</i> (Gmelin, 1791)	<i>Palaemon elegans</i> (Rathke, 1837)
Polychètes	<i>Palaemon serratus</i> (Pennant, 1777)
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	<i>Pinnotheres pisum</i> (Linnaeus, 1767)
<i>Glycera tridactyla</i> (Schmarda, 1861)	<i>Sphaeroma serratum</i> (Fabricius, 1787)
<i>Hediste diversicolor</i> (O.F. Müller, 1776)	<i>Upogebia pusilla</i> (Petagna, 1792)
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864)	Autres
<i>Lumbrineris tetraura</i> (Schmarda, 1861)	<i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Nephtys Hombergii</i> (Lamarck, 1818)	<i>Chironomidae</i>
<i>Mediomastus fragilis</i> (Hartman, 1944)	<i>Dolichopodidae</i>
<i>Lagis koreni</i> (Malmgren, 1866)	<i>Nemertea</i> ind.
<i>Phyllodoce</i> sp.	<i>Pomatoschistus microps</i> (Krøyer, 1838)

Les densités moyennes par station varient de 305 ind.m⁻² (station S14NV, Tab.3) à 25 663 ind.m⁻² (station S6V). Les biomasses varient de 3.92 g.m⁻² (station S2NV) à 52.65 g.m⁻² (station S8NV), tandis que la richesse spécifique varie de 5 espèces (stations S1NV et S14NV) à 23 espèces (station S2V).

Les valeurs de l'indice de diversité (H') sont généralement faibles avec des valeurs allant de 0.59 (station S6V) à 2.47 (station S2V). Les faibles valeurs de l'indice d'équitabilité (J'), indiquent un haut degré de dominance, en particulier à la station S6V (0.13), ceci est à mettre en relation avec la forte dominance du gastéropode *Peringia ulvae* dans ce peuplement. Les peuplements les plus équilibrés sont ceux de la station S13NV (0.78).

Tableau 3 : Variation spatiale des paramètres de structure et de diversité du macrobenthos.

Stations	Richesse Spécifique	Densité (ind.m ⁻²)	Biomasse (g.m ⁻²)	Indice d'équitabilité J'	Indice de diversité H'
S1NV	5	311.11	32.15	0.53	1.22
S2V	23	4255.56	24.81	0.55	2.47
S2NV	13	1580.56	3.92	0.6	2.24
S3NV	14	1544.44	12.81	0.54	2.04
S4V	21	13197.22	33.28	0.31	1.37
S6V	22	25663.89	14.28	0.13	0.59
S6NV	17	4961.11	47.00	0.35	1.45
S7V	16	9472.22	21.76	0.3	1.21
S7NV	11	6100	29.35	0.26	0.91
S8V	22	18663.89	7.51	0.33	1.48
S8NV	12	3391.67	52.65	0.4	1.42
S10V	13	10127.78	12.52	0.3	1.12
S10NV	15	6075	9.80	0.27	1.05
S9NV	9	530.56	18.71	0.56	1.77
S5NV	9	1305.56	9.88	0.68	2.16
S11NV	9	966.67	9.47	0.5	1.59
S12NV	8	694.44	22.88	0.44	1.33
S13NV	8	366.67	4.09	0.78	2.33
S14NV	5	305.56	14.56	0.63	1.46

b) Identification et caractérisation des assemblages benthiques

La classification ascendante hiérarchique (Fig.15) et l'analyse MDS (Fig.16) ont permis d'individualiser quatre assemblages benthiques en fonction de leur composition spécifique. Ce découpage a été confirmé statistiquement par le test global et les tests appariés issus de l'analyse ANOSIM (Tab.4).

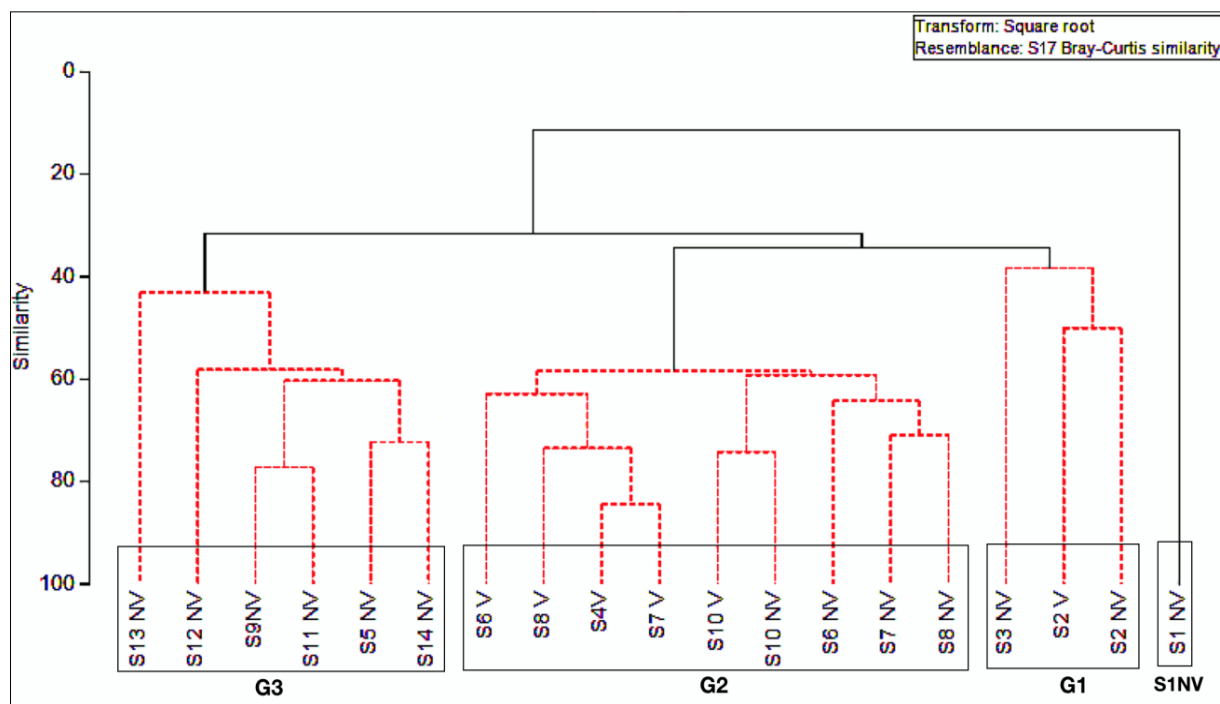


Figure 15 : Dendrogramme issu de la classification ascendante hiérarchique basée sur la matrice des densités moyennes de la macrofaune benthique. La procédure SIMPROF a été utilisée pour déterminer les stations pouvant être groupées à 1% de signification (ligne rouge pointillée). S1NV, G1, G2 et G3: les quatre assemblages benthiques identifiés.

Les espèces caractéristiques de chaque assemblage benthique ont été identifiées par l'analyse SIMPER (Tab.5). Ainsi, en allant de l'aval vers l'amont de la lagune, on distingue :

- La station S1NV située au voisinage de la passe, caractérisée par la dominance de *C. edule* dont la densité dépasse 72% de la densité totale de cette station.

- Le groupe G1 composé par les stations S2NV, S2V et S3NV, situées en aval, caractérisées par la dominance du polychète *H. filiformis* (42%), du gastéropode *P. ulvae* et du polychète *Capitella capitata*.
- Le groupe G2 constitué de neuf stations situées sur les vasières centrales, caractérisées par la dominance de *P. ulvae* (contribuant à plus de 54% à la similitude au sein de ce groupe), *S. plana* et *Cyathura carinata*.
- Le groupe G3 défini par les six stations situées en amont, dominées par *S. plana* (37%) et le polychète *H. diversicolor* (28%).

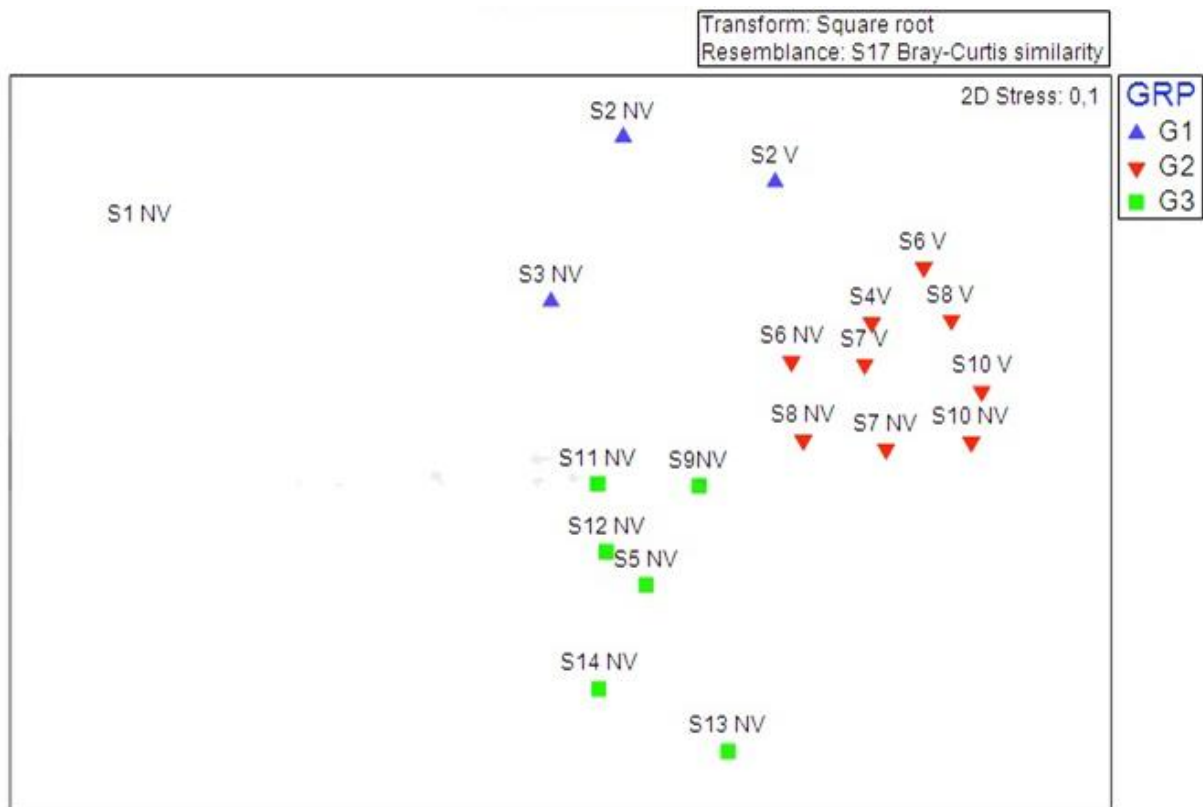


Figure 16 : Ordination spatiale des stations issue de l'analyse (MDS), réalisée sur les données des densités benthiques moyennes. Le stress de Kruskal (0.1) indique une bonne présentation. G1, G2, G3 et S1NV: les quatre assemblages benthiques identifiés.

Tableau 4 : Résultats du test global et des tests appariés (entre les assemblages benthiques) de l'analyse ANOSIM appliquée aux données des densités moyennes de la macrofaune benthique. Différence significative à $p < 0.05$.

Test global		Tests appariés		
R	<i>p</i>	Groupes	R	<i>p</i>
0.90	0.001	G1/G2	0.93	0.005
		G1/ G3	0.90	0.01
		G2/G3	0.90	0.001

Tableau 5 : Résultats de l'analyse SIMPER montrant le degré de similarité des assemblages benthiques identifiés par la CAH et la MDS et les espèces caractéristiques (contribution >5%) de chaque assemblage benthique.

Groupes	Similarité (%)	Espèces caractéristiques (contribution en%)	
S1 NV	-	-	
G1	42.26	<i>Heteromastus filiformis</i>	42.65%
		<i>Peringia ulvae</i>	11.68%
		<i>Capitella capitata</i>	9.96%
		<i>Cyathura carinata</i>	7.92%
		<i>Hediste diversicolor</i>	6.79%
		<i>Lekanesphaera rugicauda</i>	5.01%
G2	61.61	<i>Peringia ulvae</i>	54.78%
		<i>Scrobicularia plana</i>	10.79%
		<i>Cyathura carinata</i>	9.08%
		<i>Hediste diversicolor</i>	6.16%
		<i>Lekanesphaera rugicauda</i>	5.26%
G3	55.92	<i>Scrobicularia plana</i>	37.64%
		<i>Hediste diversicolor</i>	28.39%
		<i>Cyathura carinata</i>	19.28%
		<i>Peringia ulvae</i>	9.94%

c) Comparaison des assemblages benthiques

Les résultats des tests statistiques ANOVA et post-hoc de Tukey (Tab.6), montrent que le groupe G2 composé par les stations situées sur les vasières centrales de la lagune, est le moins diversifié (moyenne de $H'=1.17$) et le moins structuré (moyenne de $J'=0.29$), mais il héberge les plus fortes densités (Tab.6, Fig.17b). Les faibles valeurs des indices de diversité (H') et d'équitabilité (J') observés dans la plupart des stations indiquent une forte dominance d'un nombre très restreint d'espèces benthiques. Malgré les fortes variations de la densité entre les assemblages benthiques, aucune différence significative en termes de biomasse n'a été détectée entre les trois groupes de stations ($F=1.66$; $p=0.22$ - Tab.6). La richesse spécifique est significativement similaire entre les stations du groupe aval G1 et du groupe central G2, et significativement réduite dans les stations amont, et minimale dans la station S1NV (Fig.17a).

Tableau 6 : Résultats des analyses ANOVA et post-hoc de Tukey comparant les paramètres de structure et de diversité entre les assemblages benthiques identifiés (G1, G2 et G3). Différence significative à $p<0.05$. ($\neq$): différence significative ; ($=$): pas de différence significative.

	G1	G2	G3	ANOVA		Test de Tukey
	Moy±SD	Moy±SD	Moy±SD	F	p	
Richesse spécifique	16.66±5.50	16.55±4.27	8.00±1.54	10.1	0.001	G2=G1 (p=0.99)
						G3≠G1 (p=0.01)
						G3≠G2 (p=0.001)
Densité (ind.m ⁻²)	2460.18±1554.94	10850.30±7281.02	694.91±382.90	34.95	2.26e-06	G2≠G1 (p=0.009)
						G3≠G1 (p=0.026)
						G3≠G2 (p=0.000)
Biomasse (g.m ⁻²)	13.84±10.48	25.35±16.40	13.26±6.83	1.66	0.22	G2=G1 (p=0.38)
						G3=G1 (p=0.99)
						G3=G2 (p=0.28)
Indice H'	2.25±0.21	1.17±0.29	1.77±0.39	14.32	0.0003	G2≠G1 (p=0.000)
						G3=G1 (p=0.12)
						G3≠G2 (p=0.008)
Indice J'	0.56±0.03	0.29±0.07	0.59±0.12	23.47	2.4e-05	G2≠G1 (p=0.001)
						G3=G1 (p=0.85)
						G3≠G2 (p=0.000)

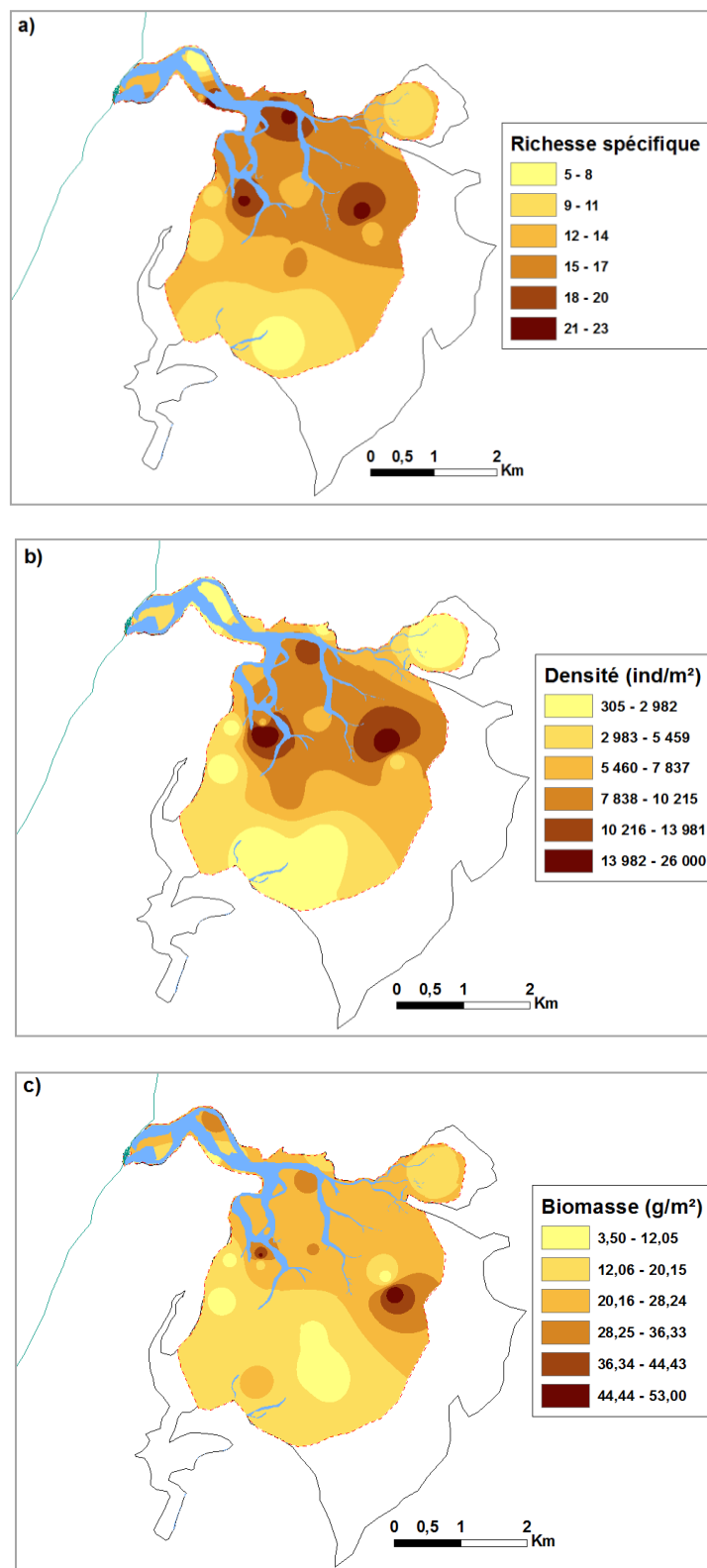


Figure 17 : Cartographies de répartition spatiale de la richesse spécifique (a), la densité (b) et la biomasse (c) moyennes des communautés benthiques dans les habitats intertidaux de Merja Zerga.

III.3. Rôle des paramètres environnementaux dans la typologie biologique

L'effet des variables mésologiques sur la distribution spatiale de la macrofaune benthique a été évalué par l'analyse DistLM (Distance-based Linear Model). Les résultats du test séquentiel de cette analyse (Tab.7) montrent que quatre variables mésologiques ont un impact significatif sur la variation spatiale de la macrofaune ($p < 0.05$). Il s'agit de la variable présence/absence de la végétation (ou des herbiers (V)), qui représente, à elle seule, plus de 29% de cette variation (V : $p = 0.001$). Les paramètres hydrologiques (COND : $p = 0.001$ et SAL : $p = 0.02$) contribuent avec plus de 23%, et le taux de pélites (PEL : $p = 0.03$) explique 6.6% de la variation.

Tableau 7 : Résultats du test séquentiel de l'analyse DistLM. Prop: proportion de variabilité expliquée par la variable ; V: variable codant pour l'absence/présence/proximité des herbiers marins ; MO: matière organique ; SGG: sables grossiers-graviers ; SF: sables fins ; PEL: pélites ; SAL: salinité ; TEM: température de l'eau ; COND: conductivité ; RSV: résistivité et TDS: total des solides dissous.

Variables	Pseudo-F	p	Prop.	Prop. cumulée
V	7.16	0.001	0.29	0.29
COND	4.94	0.001	0.16	0.46
SAL	2.18	0.02	0.06	0.53
PEL	2.30	0.03	0.06	0.59
RSV	1.68	0.1	0.04	0.64
TDS	1.45	0.18	0.03	0.68
SGG	0.93	0.46	0.02	0.70
SF	1.07	0.37	0.02	0.73
TEM	0.74	0.62	0.02	0.75
MO	0.57	0.74	0.01	<u>0.77</u>

Les résultats du test séquentiel sont visualisés graphiquement par l'analyse de redondance (dbRDA), qui hiérarchise et ordonne les relations entre les variables environnementales et la composition faunistique. Le dbRDA montre que la présence des herbiers (V) est le paramètre le plus contribuant à la construction du premier axe dbRDA1 (33.1% de la variation totale, Fig.18).

L'axe 1 du dbRDA isole les stations situées sur les habitats non végétalisés (stations du groupe G3 et les deux stations S1NV et S3NV) et les stations végétalisées ou situées au voisinage de celles-ci (stations du groupe G2 et stations S2V et S2NV). Le second axe dbRDA2 (19.3% de la variation totale) est corrélé, d'une part, avec les paramètres hydrologiques (salinité, conductivité et température de l'eau) et d'autre part, avec les variables sédimentaires (taux de pélites).

Cette configuration confirme l'existence d'un net gradient amont-aval. Ce qui conforte les résultats obtenus précédemment par l'analyse en composantes principales (ACP), la classification ascendante hiérarchique (CAH) et l'analyse d'ordination (MDS).

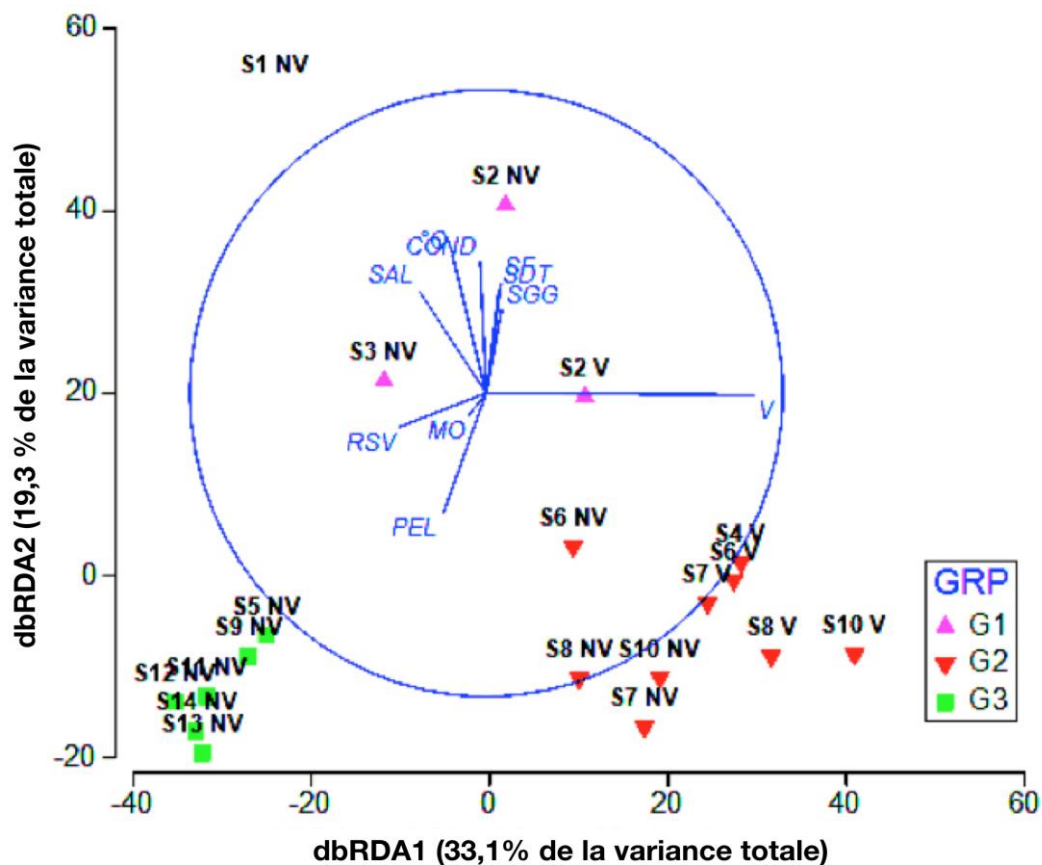


Figure 18 : Représentation graphique des résultats de l'analyse de redondance (dbRDA), visualisant les relations entre les paramètres environnementaux et la distribution spatiale de la macrofaune benthique. Les codes variables comme cités dans Tab.7.

IV. DISCUSSION

Les peuplements benthiques de Merja Zerga sont caractérisés par une faune commune aux milieux lagunaires, avec la prédominance de trois principaux groupes zoologiques : les mollusques, les polychètes et les crustacés. Le groupe, le plus important en termes de richesse spécifique, d'abondance et de biomasse est le groupe des mollusques. Ces résultats confirment les observations des travaux antérieurs, réalisés sur le même site [Kersten *et al.* (1983), Lacoste (1984) et Rharbi (1990)] mais contrastent avec les conclusions de Bazairi (1999), qui a noté la prédominance des crustacés, suivie des polychètes et des mollusques.

La macrofaune de Merja Zerga est dominée par le même groupe taxonomique que toutes les lagunes de la côte atlantique (Khniouss, Oualidia, Sidi Moussa) et méditerranéenne (Nador) du Maroc. Seules les communautés benthiques de la lagune méditerranéenne de Smir, caractérisées par une forte dominance des crustacés diffèrent des celles de Merja Zerga (Menioui & Zine, 1995 ; Chbicheb, 1996 ; Chaouti & Bayed, 2005 ; Joulami, 2013 ; Lefrere *et al.*, 2015).

Dans cette étude, 46 espèces benthiques ont été identifiées, représentant une densité moyenne de 5 763 ind.m⁻² et une biomasse moyenne estimée à 20 g.m⁻². La richesse spécifique observée dans les habitats intertidaux de Merja Zerga pendant la période d'hivernage est restée comparable à la valeur de 43 espèces rapportée par Bazairi *et al.* (2005) pour la même période, alors que la densité enregistre des valeurs plus importantes [5 763 ind.m⁻² vs 3 106 ind.m⁻², notée par Bazairi *et al.* (2005)]. La valeur de la biomasse est proche de celle rapportée par Piersma (1983) sur ce site (22 g.m⁻²). Les comparaisons avec ces études antérieures montrent que les assemblages benthiques de Merja Zerga sont plus ou moins stables, ce qui témoigne une certaine durabilité et prévisibilité des ressources alimentaires pour le grand contingent d'oiseaux de rivage qui fréquentent le site, surtout durant les périodes d'hivernage et des escales migratoires.

La comparaison des données de biomasses benthiques disponibles pour les limicoles hivernants dans des sites situés le long de la voie migratoire Est-Atlantique, montre qu'à Merja Zerga, les potentialités trophiques sont inférieures à celles enregistrées

dans la mer de Wadden, Pays-Bas [50 g.m⁻², Scheiffarth & Nehls (1997)], baie de Somme, France [28.97 g.m⁻², Sueur *et al.* (2003)] et baie de Cadix, Espagne [53 g.m⁻², Masero *et al.* (1999)], mais supérieures à celles enregistrées dans la baie du Mont-Saint-Michel, France [12.3 g.m⁻², le Mao *et al.* (2006) ; Arbach Leloup *et al.* (2007)] et baie de Saint-Brieuc, France [11.95 g.m⁻², Ponsero & Le Mao (2011)]. Au sud de Merja Zerga, les biomasses sont plus faibles que celles notées dans la lagune de Sidi Moussa, Maroc [46.94 g.m⁻², Joulami (2013)]. En revanche, cette biomasse semble être supérieure que celle enregistrée plus au sud, dans le Banc d'Arguin, qui constitue le site d'hivernage, le plus important de la voie de migration Est-Atlantique, en accueillant régulièrement plus de 2 millions de limicoles [soit ¼ des limicoles migrant le long de cette voie (Delany *et al.*, 2009)]. La forte attractivité des sites situés au sud de la voie de migration Est-Atlantique, malgré la faible biomasse s'explique en partie par le fait que la majeure partie de la macrofaune benthique est concentrée dans les premiers centimètres du sédiment ; ce qui la rend plus accessible et plus profitable pour les oiseaux. Cette situation contraste avec celles de l'Europe de l'Ouest, où la majeure partie de la biomasse disponible en hiver, se situe à des profondeurs supérieures à 5 cm, ce qui rend l'accès plus difficile pour les petits limicoles (Reading & McGrorty 1978 ; Piersma, 1987 ; Zwarts & Wanink, 1993). La situation à Merja Zerga comme au Banc d'Arguin, où plus de 3/4 de la macrofaune benthique se trouvent dans les couches supérieurs des sédiments (Touhami *et al.*, 2017a), constitue une attraction majeure pour le grand nombre de limicoles qui fréquentent ces sites.

De plus, dans notre étude, les valeurs de biomasses relevées dans les habitats intertidaux de Merja Zerga pourraient être sous-estimées, suite à l'utilisation d'un tamis de vide de maille de 1 mm² qui laisse échapper une fraction de la faune de petite taille. Bien qu'en général la plupart des proies benthiques des limicoles soient retenues par ce type de tamis, certains polychètes et amphipodes consommés par les petits limicoles peuvent souvent être manqués (Zwarts *et al.*, 1990).

La distribution spatiale des communautés benthiques de Merja Zerga se fait selon un net gradient aval-amont, essentiellement dû aux paramètres environnementaux incluant la salinité, la nature et la granulométrie du substrat, l'hydrodynamisme et le paramètre relatif à la présence, absence ou proximité des herbiers marins. Ainsi,

quatre assemblages benthiques ont été identifiés, qui se répartissent de la zone de passe à l'intérieur de la lagune, comme suit :

Un assemblage à *Cerastoderma edule*, situé dans la partie la plus océanique de la lagune, caractérisée par un substrat sableux et un niveau énergétique relativement élevé. Malgré la faible densité et diversité des invertébrés benthiques de ce peuplement, son espèce dominante *C. edule* offre une biomasse très importante (Fig.17).

Un deuxième assemblage benthique composé principalement de deux polychètes *Heteromastus filiformis* et *Capitella capitata*, peuple les stations aval dont les sédiments ont une texture très variable. L'influence potentielle de ces facteurs édaphiques sur la distribution spatiale de la macrofaune, semble masquée par le rôle majeur des facteurs hydrologiques.

Un troisième assemblage de la macrofaune benthique, le plus riche, situé dans les stations des vasières centrales (Fig.17), qui sont couvertes d'un herbier marin, ou situées à proximité des zones végétalisées. La présence de ces herbiers aquatiques crée des conditions permettant la formation des habitats stables et complexes, favorisant ainsi l'installation des communautés benthiques denses et diversifiées (Fredriksen *et al.*, 2010 ; Ganthy *et al.*, 2013 ; Boyé *et al.*, 2017 ; York *et al.*, 2018). En effet, la flore épiphyte des herbiers offre des ressources trophiques importantes pour la macrofaune phytophile, comme le gastéropode *Peringia ulvae*, présent en très forte densité dans ces herbiers marins. La présence des zones végétalisées renforce l'attrait pour un grand nombre de petites espèces de limicoles fréquentant les vasières intertidales à Merja Zerga. Une étude réalisée par Horn (2017) a montré que les oiseaux utilisent intensivement les herbiers comme zones d'alimentation lorsqu'ils sont situés loin des sources de perturbation, indiquant l'importance de ces habitats particuliers dans l'élaboration des plans de gestion et de conservation de tels écosystèmes.

Un dernier assemblage oligospécifique dominé par *Scrobicularia plana* et *Hediste diversicolor* colonisant les stations amont, caractérisées par un substrat vaseux et riche en matière organique. L'appauvrissement qualitatif et quantitatif de cet

assemblage benthique (Fig.17) pourrait s'expliquer, en partie, par l'eutrophisation des eaux de Merja Zerga résultant des apports d'eaux de Canal Nador et Oued Drader, qui sont riches en produits phytosanitaires et polluants (Alaoui *et al.*, 2010 ; Maanan *et al.*, 2013).

La distribution des assemblages benthiques et des facteurs mésologiques selon un gradient aval-amont, constitue un modèle bien connu dans la plupart des écosystèmes paraliques semi-fermés. Ce schéma de répartition spatiale est cohérent avec les résultats obtenus par les travaux antérieurs sur le même site (Bazairi *et al.*, 2003) et dans d'autres environnements similaires (Ysebaert & Herman, 2002 ; Blanchet *et al.*, 2004 ; Giménez *et al.*, 2005 ; Joulami, 2013, Dutertre *et al.*, 2013 ; Lefrere *et al.*, 2015 ; Philippe *et al.*, 2016).

D'une manière générale, les peuplements de macroinvertébrés benthiques des habitats intertidaux de Merja Zerga, sont relativement bien diversifiés et abondants. Les espèces benthiques, les plus abondantes de Merja Zerga (*Peringia ulvae*, *Scrobicularia plana*, *Heteromastus filiformis*, *Cerastoderma edule*, *Hediste diversicolor* et *Cyathura carinata*) rentrent dans le spectre alimentaire des limicoles (Goss-Custard *et al.*, 1977 ; Santos *et al.*, 2005, 2009 ; Martins *et al.*, 2013 ; Rolet *et al.*, 2014 ; Bocher *et al.*, 2014 ; Lourenço *et al.*, 2015 ; Philippe *et al.*, 2016 ; Horn *et al.*, 2017). Les biomasses sont réparties de façon significativement similaires entre les différents habitats intertidaux (Tab.6), ce qui favoriserait une large répartition des limicoles dans ces vasières, avec une éventuelle réduction des compétitions intra et interspécifique.

CHAPITRE 4

STRUCTURE TROPHIQUE ET BIO-EVALUATION DE LA QUALITE ECOLOGIQUE DES COMMUNAUTES BENTHIQUES DE MERJA ZERGA

I. INTRODUCTION

La faune macrobenthique est reconnue comme un indicateur biologique efficace pour la mise en évidence des perturbations qui affectent les écosystèmes côtiers. En effet, l'utilisation des indices biotiques basés sur la macrofaune benthique s'est accentuée depuis les années 2000. Divers indices biotiques ont été proposés pour la caractérisation de la qualité des milieux côtiers (Simboura & Zenetos, 2002 ; Borja *et al.*, 2000, 2003, 2008 ; Zenetos *et al.*, 2004 ; Diaz *et al.*, 2004 ; Quintino *et al.*, 2006 ; Simboura & Reizopoulou, 2007 ; Dauvin, 2007).

L'utilisation de ces indices biotiques est considérée aujourd'hui comme une partie intégrante du support contribuant à la prise des décisions dans le cadre de la gestion intégrée des zones côtières.

L'objectif de ce chapitre vise à évaluer la qualité écologique des habitats intertidaux de Merja Zerga en utilisant la macrofaune benthique comme bio-indicateur, en combinant plusieurs approches : la structure fonctionnelle, la diversité spécifique et les groupes écologiques des communautés macrobenthiques.

II. MATERIELS ET METHODES

II.1. Structure trophique des peuplements benthiques

L'étude des peuplements benthiques à travers leur structure trophique constitue une approche complémentaire à celle basée sur l'étude de leur profil spécifique. Elle consiste à classer les espèces en groupes fonctionnels, sur la base de leur régime alimentaire. Cette répartition permet de simplifier l'analyse et l'explication de la structure des communautés benthiques et de leur fonctionnement (Pearson, 1971). Sur la base des données de littérature, en particulier celles de Fauchald & Jumars (1979), Sauriau *et al.* (1989), Hily & Bouteille (1999) et Blanchet (2004), l'étude de l'organisation trophique des populations macrobenthiques des habitats intertidaux de Merja Zerga, a été approchée en regroupant les espèces en cinq unités fonctionnelles :

- **Les suspensivores** : regroupent les organismes qui se nourrissent par filtration des particules en suspension dans la tranche d'eau au dessus du sédiment.
- **Les dépositivores de surface** : correspondent aux organismes qui se nourrissent de particules de matière organique, qui se déposent sur la couche superficielle du sédiment.
- **Les dépositivores de subsurface** : ces animaux vivent en profondeur dans le sédiment et ingèrent le sédiment dans lequel, ils prélèvent la matière organique.
- **Les brouteurs** : principalement composés par des microbrouteurs, qui exploitent le biofilm formé par les bactéries et les algues microphytobenthiques à la surface du sédiment, des feuilles de phanérogames, des macroalgues ou des substrats durs. Des organismes de plus grande taille, plutôt herbivores ont également été inclus dans ce groupe.
- **Les carnivores** : forment un groupe hétérogène rassemblant les prédateurs, les nécrophages et certains organismes considérés comme omnivores, tous ces organismes se nourrissent principalement d'autres animaux.

Pour classer les communautés benthiques des dix-neuf stations échantillonnées (Fig.9) en fonction de leur structure trophique, nous avons appliqué à la matrice des densités moyennes (stations x groupes trophiques), une classification ascendante hiérarchique (CAH).

II.2. Bio-évaluation écologique des communautés benthiques

Les indices biotiques permettant d'évaluer la qualité écologique sont nombreux et complémentaires. Le croisement des méthodologies reposant sur des principes variés est nécessaire pour réaliser une évaluation pertinente d'un site (Salas *et al.*, 2006 ; Dauvin *et al.*, 2007). Trois aspects fonctionnels sont à prendre en considération dans le choix des indices biotiques pertinents : (1) la diversité spécifique, (2) la proportion des différents groupes écologiques et (3) la structure trophique des communautés benthiques (Dauvin *et al.*, 2007). Selon ces critères, l'état de la qualité écologique des habitats intertidaux de Merja Zerga a été évalué à l'aide de quatre indices biotiques :

L'AMBI (AZTI Marine Biotic Index) (Borja *et al.*, 2000) : calculé à l'aide du programme AMBI (<http://ambi.azti.es>), consiste à regrouper les espèces en cinq groupes écologiques, selon leur sensibilité à l'augmentation d'un gradient de stress comme l'augmentation de l'enrichissement en matière organique :

- Groupe I : sensibles à une hypertrophisation
- Groupe II : indifférentes à une hypertrophisation
- Groupe III : tolérantes à une hypertrophisation
- Groupe IV : opportunistes de second ordre
- Groupe V : opportunistes de premier ordre

Le M-AMBI (Multivariate AZTI Marine Biotic Index) (Muxika *et al.*, 2007) : repose sur une analyse factorielle en fonction de l'AMBI, de l'indice de biodiversité de Shannon (H') et de la richesse spécifique. Pour calculer le M-AMBI, nous avons pris comme état de référence les données à partir d'une étude antérieure réalisée à Merja Zerga par Bazairi (1999).

Le BOPA (Benthic Opportunistic Polychaetes - Amphipods ratio) (Dauvin & Ruellet, 2007) : basé sur le calcul du ratio des polychètes opportunistes par rapport aux amphipodes, pour mesurer la réponse des communautés à l'enrichissement en matière organique.

L'TTI (Infaunal Trophic Index) (Word, 1979) : permet de caractériser les communautés benthiques en fonction de la proportion des groupes trophiques.

Pour chaque indice, l'état de la qualité écologique a été qualifié, par référence à la Directive Cadre Européenne sur l'Eau, d'Excellent, Bon, Moyen, Médiocre ou Mauvais. L'appréciation finale de l'état de la qualité écologique de l'écosystème benthique de notre site d'étude a été réalisée en adoptant une approche de *Scoring* (Blanchet *et al.*, 2008). Cette approche consiste à donner un score de 1 pour les états écologiques Excellent et Bon. Dans ce cas, l'état de l'environnement est considéré comme acceptable. Pour les états Modéré, Pauvre et Mauvais, nous attribuons un score de 0, ce qui signifie que l'état de qualité de l'environnement n'est pas acceptable. Les scores attribués à chacun des quatre indices biotiques ont été ensuite additionnés pour chaque station. Cette somme de scores (variant de 0 à 4) permet de mesurer le niveau d'accord/désaccord entre les indices biotiques : Si la somme des scores est égale à 0 ou 1: accord sur un état inacceptable ; 3 ou 4: accord sur un état acceptable ; et si la somme égale à 2 : désaccord entre les indices biotiques sur l'état de la qualité écologique.

III. RESULTATS

III.1. Structure trophique

La structure fonctionnelle des communautés macrobenthiques de Merja Zerga est caractérisée par la présence de cinq groupes trophiques : les suspensivores, les carnivores, les dépositivores de subsurface, les dépositivores de surface et les brouteurs.

La classification ascendante hiérarchique basée sur la matrice des densités moyennes de ces groupes trophiques a mis en évidence une stratification spatiale des stations selon un gradient aval-amont (Fig.19). Quatre assemblages ont été identifiés : S1NV, GT1, GT2 et GT3. Cette organisation fonctionnelle en quatre entités rappelle celle basée sur la composition spécifique des stations (Fig.15), étant donné le nombre restreint des espèces benthiques qui dominent la lagune et qui déterminent les deux structures (fonctionnelle et spécifique). Ainsi, on distingue de l'aval vers l'amont :

- La station S1NV avec un peuplement composé principalement des suspensivores, inféodés aux milieux à courant fort qui prédominent au niveau des sablières situées à proximité de la zone de passe. Ce peuplement est dominé par *Cerastoderma edule*,

considérée comme l'espèce la plus influencée par les conditions hydrodynamiques de part sa nutrition suspensivore favorisée notamment par le courant.

- Le groupe GT1 (S2NV, S2V et S3NV) abrite des peuplements dominés essentiellement par les dépositores de subsurface (73%), suivis des carnivores (10%).
- Le groupe GT2 rassemblent les stations centrales de la lagune, et se divise en deux sous groupes : GT2-V (stations végétalisées) et GT2-NV (stations non végétalisées mais proches des herbiers). Leurs peuplements sont caractérisés essentiellement par la prépondérance des brouteurs (82 %) suivis des dépositores de surface (13%).
- Le groupe GT3 regroupe les stations en amont de la lagune. Leurs peuplements benthiques sont composés essentiellement de dépositores de surface. Ces derniers sont connus pour être mieux représentés dans les substrats envasés, se trouvant sous l'influence d'apports sédimentaires continentaux.

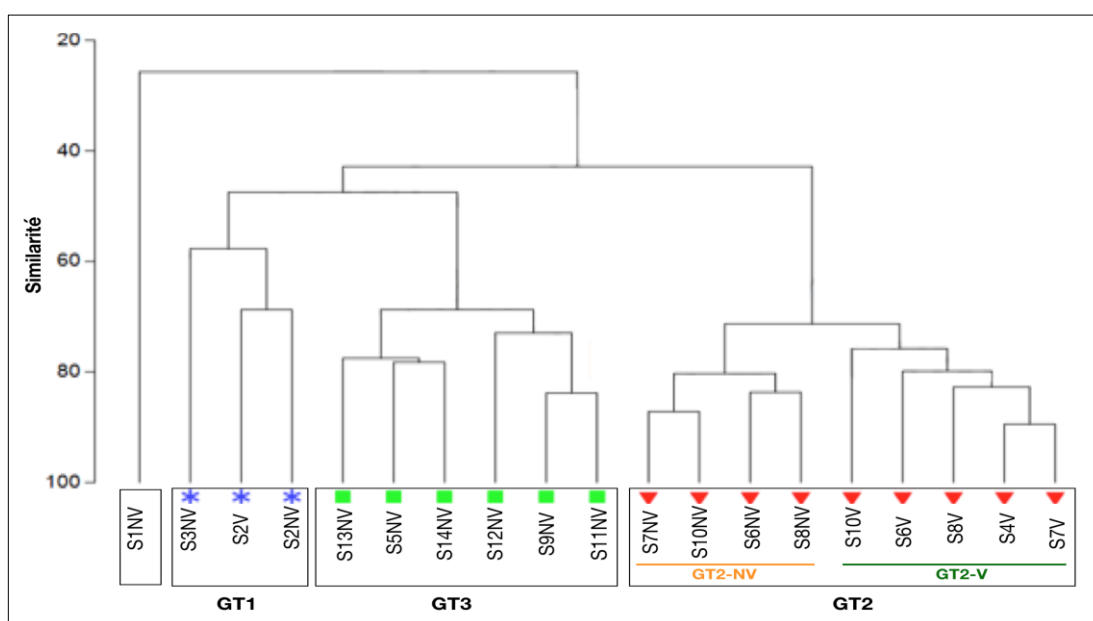


Figure 19 : Dendrogramme issu de la classification ascendante hiérarchique, appliquée aux données des densités moyennes des groupes trophiques.

L'analyse de la variation spatiale des densités et des biomasses moyennes des assemblages fonctionnels identifiés (Fig.20), montre que la station S1NV est dominée en poids et en nombre par le groupe des suspensivores. Le groupe GT1 est dominé en termes de biomasse par les carnivores malgré la faible densité représentée par ce groupe, ceci est dû en particulier à la présence des individus de grande taille du

crustacé décapode *Clibanarius erythropus* au niveau de la station S2V. Par contre, les dépositivores de subsurface qui ne représentent que 9% de la biomasse globale de ce groupe, dominant en termes de densité, au moyen notamment des espèces de petites tailles telles que *Heteromastus filiformis* et *Capitella capitata*.

Notons également que les plus fortes biomasses des brouteurs sont observées au niveau des peuplements du groupe GT2 (Fig.20) à la faveur de la forte présence du gastéropode *Peringia ulvae* qui prolifère au niveau des stations végétalisées ou celles qui leur sont proches. Les dépositivores de surface, représentés essentiellement par *Hediste diversicolor* et *Scrobicularia plana*, dominant la biomasse et la densité des peuplements des habitats vaseux du groupe GT3.

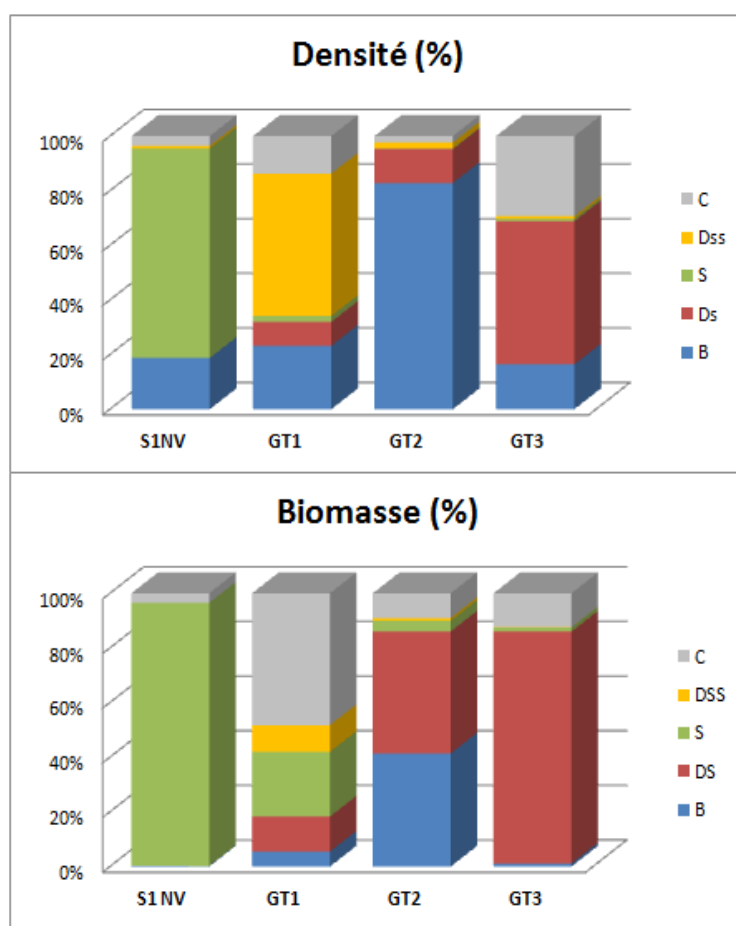


Figure 20 : Variation spatiale (des densités et biomasses moyennes) des différents groupes trophiques des communautés benthiques des habitats intertidaux de Merja Zerga. C: Carnivores ; DSS: Dépositivores de subsurface ; S: Suspensivores ; DS: Dépositivores de surface ; B : Brouteurs.

III.2. Evaluation de l'état écologique

Les résultats montrent que l'indice BOPA classe l'ensemble des stations dans un état acceptable (95% en excellent état et 5% en bon état, Tab.8). L'AMBI montre que la majorité des stations sont en bon état écologique, sauf pour les 3 stations aval (S2NV, S2V et S3NV) qui présentent un statut écologique moyen, à cause notamment de la prépondérance des dépositores de subsurface au niveau de ces stations telles que le polychète *Capitella capitata*, une espèce opportuniste du premier ordre et *Heteromastus filiformis*, espèce opportuniste du second ordre. L'indice M-AMBI classe 68 % des stations en bon état écologique et 26 % dans un état moyen, alors que la station (S1NV) est placée dans la catégorie médiocre. L'indice ITI dont l'évaluation se base sur les groupes trophique a été le plus sévère dans l'appréciation de l'état écologique des stations. Il juge en effet, que 63% des stations sont dans un état écologique moyen et 31% des stations dans un bon état, alors qu'il attribue un excellent état pour la station S1NV à la faveur de la dominance des suspensivores dans son peuplement (Tab.8).

Tableau 8 : Evaluation de l'état de la qualité écologique des différentes stations suite à l'application des quatre indices biotiques.

Stations	BOPA	ITI	AMBI	M-AMBI
S1NV	Excellent	Excellent	Bon	Médiocre
S2V	Excellent	Moyen	Moyen	Bon
S2NV	Bon	Médiocre	Moyen	Moyen
S3NV	Excellent	Moyen	Moyen	Moyen
S4V	Excellent	Moyen	Bon	Bon
S5NV	Excellent	Moyen	Bon	Bon
S6V	Excellent	Bon	Bon	Bon
S6NV	Excellent	Moyen	Bon	Bon
S7V	Excellent	Bon	Bon	Bon
S7NV	Excellent	Bon	Bon	Moyen
S8V	Excellent	Bon	Bon	Bon
S8NV	Excellent	Bon	Bon	Bon
S9NV	Excellent	Moyen	Bon	Bon
S10V	Excellent	Moyen	Bon	Bon
S10NV	Excellent	Bon	Bon	Bon
S11NV	Excellent	Moyen	Bon	Bon
S12NV	Excellent	Moyen	Bon	Moyen
S13NV	Excellent	Moyen	Bon	Bon
S14NV	Excellent	Moyen	Bon	Moyen

L'utilisation de l'approche *Scoring* basée sur les quatre indices biotiques a montré que globalement la lagune Merja Zerga présente un état écologique acceptable (Fig.21). En effet, 74% des stations ont obtenu un jugement de qualité écologique acceptable de trois ou de l'ensemble des indices biotiques. Les deux stations aval (S2NV et S3NV) sont classées dans un état non acceptable. Les indices biotiques ont été en désaccord sur le statut écologique des trois stations, la station aval S2V et les deux stations amont S12NV et S14NV proches de l'embouchure du canal de Nador.

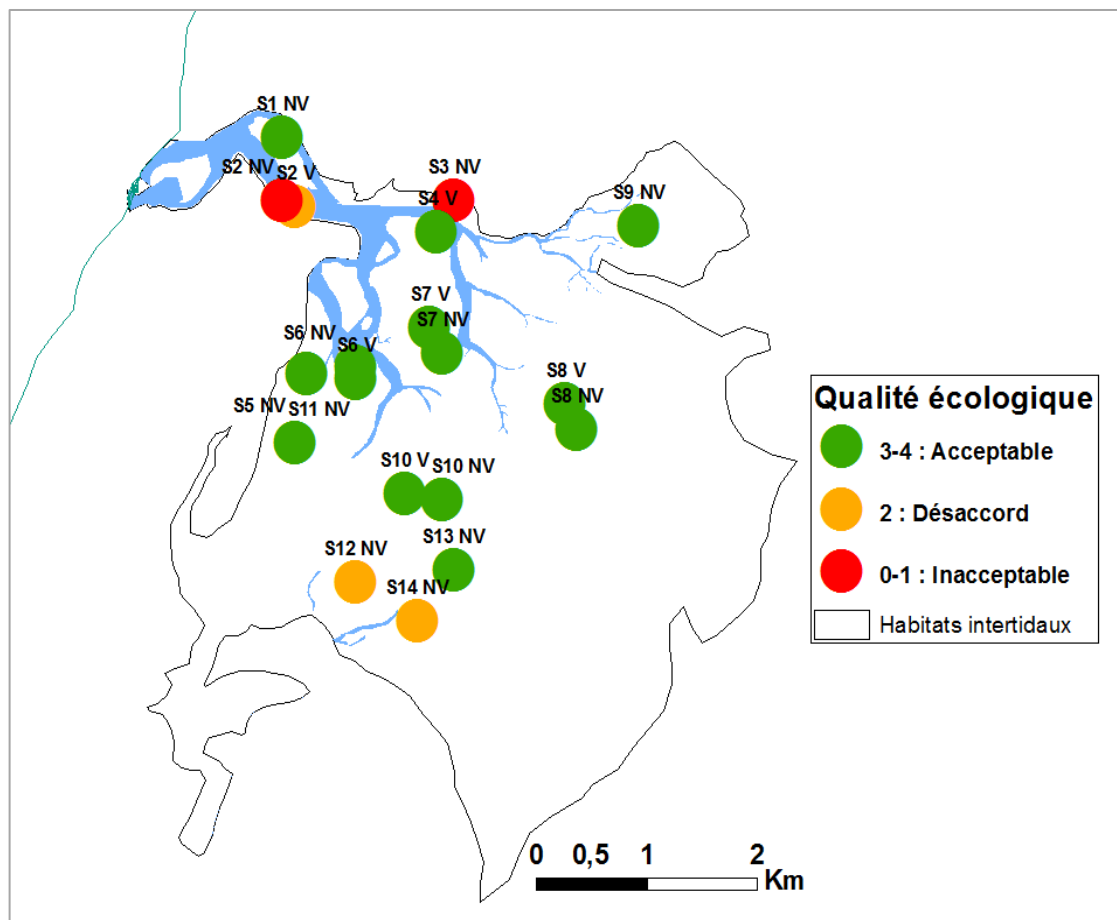


Figure 21 : Appréciation finale de l'état de l'environnement de Merja Zerga suite à l'application de l'approche *Scoring* basée sur la somme des scores des quatre indices biotiques (variant de 0 à 4).

IV. DISCUSSION

Le présent chapitre souligne la diversité fonctionnelle de la macrofaune benthique, son organisation trophique et la bio-évaluation de la qualité écologique des communautés benthiques des habitats intertidaux de la lagune Merja Zerga.

Cinq groupes trophiques ont été identifiés : les suspensivores, les carnivores, les dépositivores de subsurface, les dépositivores de surface et les brouteurs. Ce qui reflète une grande diversité et variété des ressources trophiques du site pour la macrofaune benthique. Les résultats ont également mis en évidence une stratification spatiale de ces groupes trophiques selon un gradient aval-amont.

L'appréciation de la qualité écologique des habitats de Merja Zerga a été différente entre les quatre indices biotiques utilisés dans cette étude (Tab.8). Malgré le fait qu'ils partagent l'objectif commun d'évaluer la qualité écologique du système, la base conceptuelle de chaque indice repose sur des hypothèses et des paramètres différents.

A titre d'exemple, l'indice AMBI, basé sur la répartition des espèces en cinq groupes écologiques selon leur sensibilité aux gradients de stress (Hily, 1984 ; Glemarec, 1986 ; Grall & Glemarec, 1997), montre que la plupart des stations de Merja Zerga ont un bon état écologique à l'exception des trois stations en aval qui présentent un statut écologique modéré, à cause de la prédominance des espèces opportunistes (le polychète *Capitella capitata*, une espèce opportuniste du premier ordre et *Heteromastus filiformis*, espèce opportuniste du second ordre).

L'indice ITI, dont l'évaluation de l'état écologique est basée sur la proportion des différents groupes trophiques, attribue un excellent état pour les peuplements dominés par les suspensivores et un état dégradé pour les environnements dominés par les dépositivores de subsurface (Word, 1979). Cet indice a été le plus sévère dans l'évaluation de l'état écologique des habitats de Merja Zerga, en classant 63% des stations dans un état écologique moyen.

Le fait de désaccord entre les indices biotiques a également été noté par Blanchet *et al.* (2008) dans deux écosystèmes semi-fermés, la baie de Marennes-Oléron et la baie

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.

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

Les résultats obtenus à partir des quatre indices biotiques montrent que les communautés benthiques de Merja Zerga ne sont pas profondément perturbées et semblent donc tolérer l'impact des pressions anthropiques actuelles. Les mêmes résultats ont été obtenus dans une étude antérieure à Merja Zerga (Bazairi *et al.*, 2005). En effet, l'ouverture de la lagune sur l'océan permet le renouvellement régulier des eaux de Merja Zerga, ce qui constitue un atout naturel limitant les problèmes d'eutrophisation liés à la production primaire et à l'accumulation de la matière organique.

Les stations situées dans les vasières centrales de Merja Zerga semblent toutes être dans un bon état écologique (Fig.21). En effet, la plupart de ces stations sont caractérisées par la présence ou la proximité des herbiers, considérés comme des indicateurs d'une bonne qualité environnementale (Tagliapietra *et al.*, 1998 ; Sfriso *et al.*, 2001 ; Robert *et al.*, 2006).

Cependant, cinq stations ont été évaluées dans un état écologique non acceptable. Les trois stations aval (S2V, S2NV et S3NV), très fréquentées par les touristes et les pêcheurs en raison de leur proximité de deux points d'embarquement de la lagune. Ainsi que les deux stations amont (S12NV et S14NV) proches du cours artificiel Canal Nador. Ce dernier draine l'excès des eaux d'irrigation de la plaine de Gharb, riches en produits phytosanitaires et polluants, qui contaminent les sédiments (Alaoui *et al.*, 2010 ; Maanan *et al.*, 2013), ce qui semble entraîner la détérioration des peuplements benthiques à ce niveau de la lagune.

En conclusion, ces résultats donnent un premier aperçu de l'état écologique de la lagune en se basant sur la macrofaune benthique comme bio-indicateur. Cette

évaluation devrait être considérée comme une étape à intégrer avec d'autres composantes du milieu, afin d'assurer une évaluation plus robuste des pressions humaines et de leurs impacts afin de parvenir à une gestion durable et une bonne conservation du site.

CHAPITRE 5

DISTRIBUTION VERTICALE DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE / LA FRACTION ACCESSIBLE POUR LES LIMICOLES HIVERNANTS A MERJA ZERGA

I. INTROCUCTION

Les zones côtières intertidales sont d'une importance capitale pour la survie de nombreuses espèces de limicoles. La capacité de ces sites d'accueillir un grand nombre de limicoles dépend de l'importance de leurs vasières riches en invertébrés benthiques, principales ressources trophiques pour ces oiseaux.

Cependant, seule une petite fraction du peuplement globale de ces macroinvertébrés benthiques est effectivement exploitable par les limicoles. En effet, Zwarts & Wanink (1993) ont défini la quantité de proies exploitables par les limicoles comme étant, la fraction de macroinvertébrés disponible, la mieux rentable et accessible. L'étude de cette fraction du benthos accessible aux limicoles, à travers l'analyse de l'évolution de sa distribution verticale dans le sédiment, constitue la première étape, nécessaire pour une meilleur évaluation de l'importance de ces invertébrés benthiques dans le régime alimentaire des limicoles.

Les peuplements benthiques des habitats intertidaux se répartissent dans un espace tridimensionnel en fonction de leurs exigences biologiques et écologiques. Bien que leur distribution verticale dans le profil sédimentaire soit souvent négligée, la

stratification verticale de l'endofaune constitue un aspect très important qui structure les diverses activités des organismes dans le sédiment et hiérarchise les interactions entre les différentes espèces. Cette ordination verticale des organismes constitue le principal indicateur qui détermine le degré de leur accessibilité aux prédateurs.

L'objectif principal de ce chapitre est d'analyser d'une part la distribution verticale des peuplements benthiques des habitats intertidaux de Merja Zerga en relation avec les caractéristiques sédimentaires et d'autre part, de quantifier l'abondance, la richesse spécifique et la biomasse de ces peuplements dans les différentes strates verticales des habitats. Ces résultats nous permettront *à posteriori* de proposer des modèles pouvant expliquer les schémas de répartition spatiale des limicoles.

II. MATERIELS ET METHODES

II.1. Paramètres sédimentaires

La variation verticale des paramètres sédimentaires (taux de pélites, sables fins, sables grossiers-graviers et la teneur en matière organique) entre les différentes couches sédimentaires (0-5 cm, 5-15 cm et >15 cm), a été évaluée afin de détecter l'existence d'éventuelles différences significatives dans la structure et la composition sédimentaire le long du profil vertical du sédiment.

Etant donné que les conditions de normalité et/ou d'homogénéité de variance n'ont pas été toujours vérifiées, nous avons opté pour un test non paramétrique : l'analyse de variance par permutation (PERMANOVA) à deux facteurs : facteur **profondeur** (codant pour les trois tranches sédimentaires), et facteur **station** (pour comparer entre les dix-neuf stations étudiées (Fig.9))

II.2. Macrofaune benthique

L'étude de la distribution verticale des peuplements benthiques des sédiments intertidalux de la lagune a été approchée par la comparaison de la richesse spécifique, la densité et la biomasse de ces peuplements entre les trois strates sédimentaires (0-5 cm, 5-15 cm et >15 cm) dans les différentes stations (Fig.9).

Une première analyse globale a permis de comparer la richesse spécifique, la densité et la biomasse globales des peuplements benthiques des trois strates sédimentaires, à l'aide d'une analyse de variance par permutation (PERMANOVA) à deux facteurs (facteur **station** x facteur **profondeur**). En présence d'une différence significative, les différentes modalités du facteur profondeur (0-5 cm, 5-15 cm et >15 cm) ont été traitées séparément par le test t de permutation par paires, évaluant les différences entre les trois couches sédimentaires pour chaque paramètre de structure.

Une deuxième analyse spécifique a été réalisée pour étudier la distribution verticale des espèces benthiques les plus abondantes dans les habitats de Merja Zerga. La comparaison de la densité et la biomasse de ces espèces, entre les trois couches sédimentaires a été faite par le test de Kruskal-Wallis, suivi du test de Mann-Whitney au cas où une différence significative a été détectée par le premier test.

III. RESULTATS

III.1. Caractéristiques sédimentaires

L'analyse de la granulométrie du substrat ne montre aucune variation significative en fonction de la profondeur. Les taux de pélites, de sables fins, de graviers et de sables grossiers présentent, en effet, une distribution verticale homogène, jusqu'à une profondeur de 20 cm. La même observation est faite pour la répartition verticale de la teneur en matière organique dans ces mêmes sédiments (Tab.9). Les variations significatives enregistrées sont liées à la différence spatiale entre les dix-neuf stations étudiées, comme vu et discuté précédemment (Chapitre 3).

Tableau 9 : Résultats de l'analyse de variance par permutation (PERMANOVA) testant les différences des paramètres sédimentaires entre les stations et les trois tranches sédimentaires (0-5 cm, 5-15 cm et >15 cm). Différence significative à $p < 0.05$. SGG: sables grossiers-graviers ; SF: sables fins ; PEL: pélites ; MO: matière organique.

	SGG		SF		PEL		MO	
	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>
Profondeur	0.22	0.79	0.54	0.55	0.55	0.61	1.41	0.25
Station	5.54	0.001	27.43	0.001	24.34	0.001	8.44	0.001

III.2. Macrofaune benthique

Distribution verticale globale

La distribution des peuplements benthiques dans les sédiments intertidaux de Merja Zerga montre une nette stratification verticale de la richesse spécifique, la densité et la biomasse (Fig.22). La densité des communautés benthiques décroît très rapidement avec la profondeur, elle passe de 76% de la densité globale dans les profondeurs inférieures à 5 cm, à moins de 5% dans les profondeurs dépassant 15 cm. La richesse spécifique et la biomasse suivent la même tendance verticale, avec des valeurs maximales enregistrées dans la première tranche du sédiment avec 46 espèces et plus de 58% de la biomasse totale.

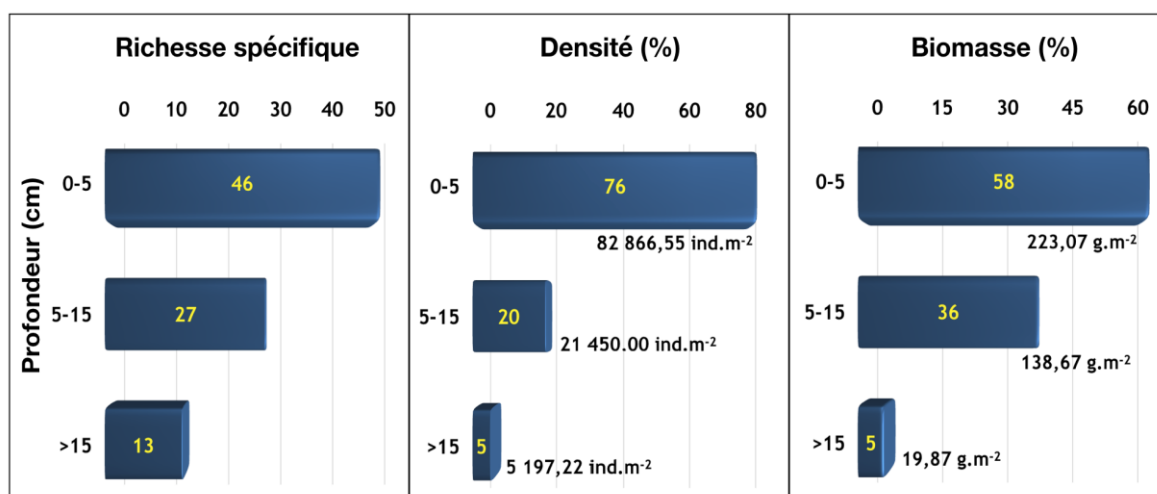


Figure 22 : Distribution verticale globale de la richesse spécifique, la densité et la biomasse des peuplements benthiques dans les trois couches sédimentaires des habitats intertidaux de Merja Zerga.

Les analyses statistiques montrent également de fortes différences significatives entre les peuplements benthiques des trois couches verticales dans les dix-neuf stations (Tab.10). Cela signifie que dans toutes les stations étudiées, la macrofaune présente une forte variation dans sa distribution verticale. Les résultats des comparaisons par paires des trois profondeurs (Tab.10), montrent que la richesse spécifique et la densité des communautés benthiques présentent des différences très significatives entre les trois strates. Par contre, la diminution de la biomasse en

fonction de la profondeur est moins prononcée, de sorte que les différences ne deviennent statistiquement significatives que lorsque les comparaisons incluent la couche la plus profonde qui dépasse 15 cm. Ces analyses statistiques montrent une variation spatiale significative entre les dix-neuf stations étudiées, ce qui rejoint les résultats des paramètres sédimentaires (Tab.9).

Tableau 10 : Résultats de l'analyse de variance par permutation et des tests de permutation par paire, appliqués aux paramètres de structure de la macrofaune (Densité, Biomasse, Richesse spécifique) pour tester les différences entre les stations, les profondeurs et les interactions entre ces deux facteurs. ($\neq$): différence significative à $p < 0.05$; (=): pas de différence significative. (**): $p < 0.01$.

PERMANOVA	Biomasse		Densité		Richesse spécifique	
	F	p	F	p	F	p
Profondeur	201.24	0.001	449.87	0.001	305.69	0.001
Station	11.84	0.001	54.19	0.001	33.37	0.001
Profondeur*Station	4.58	0.001	4.61	0.001	3.64	0.001
t tests (Profondeur)	(0-5cm) = (5-15 cm) ns		(0-5cm) $\neq$ (5-15 cm) **		(0-5cm) $\neq$ (5-15 cm) **	
	(0-5cm) $\neq$ (>15 cm) **		(0-5cm) $\neq$ (>15 cm) **		(0-5cm) $\neq$ (>15 cm) **	
	(5-15 cm) $\neq$ (>15 cm) **		(5-15 cm) $\neq$ (>15 cm) **		(5-15 cm) $\neq$ (>15 cm) **	

Distribution verticale des groupes zoologiques

L'évolution de la distribution des groupes zoologiques en fonction de la profondeur (Fig.23) montre que les polychètes constituent le groupe le plus diversifié dans les trois couches sédimentaires. Leur richesse spécifique totale passe de 14 taxons dans la première tranche à 5 espèces qui persistent jusqu'à une profondeur supérieure à 15 cm (*Heteromastus filiformis*, *Hediste diversicolor*, *Capitella capitata*, *Mediomastus fragilis* et *Scoloplos armiger*). La contribution des polychètes à la biomasse est plus importante entre 5 et 15 centimètres. Les gastéropodes dominent la densité des trois couches sédimentaires alors que les bivalves les dominent clairement en termes de biomasse.

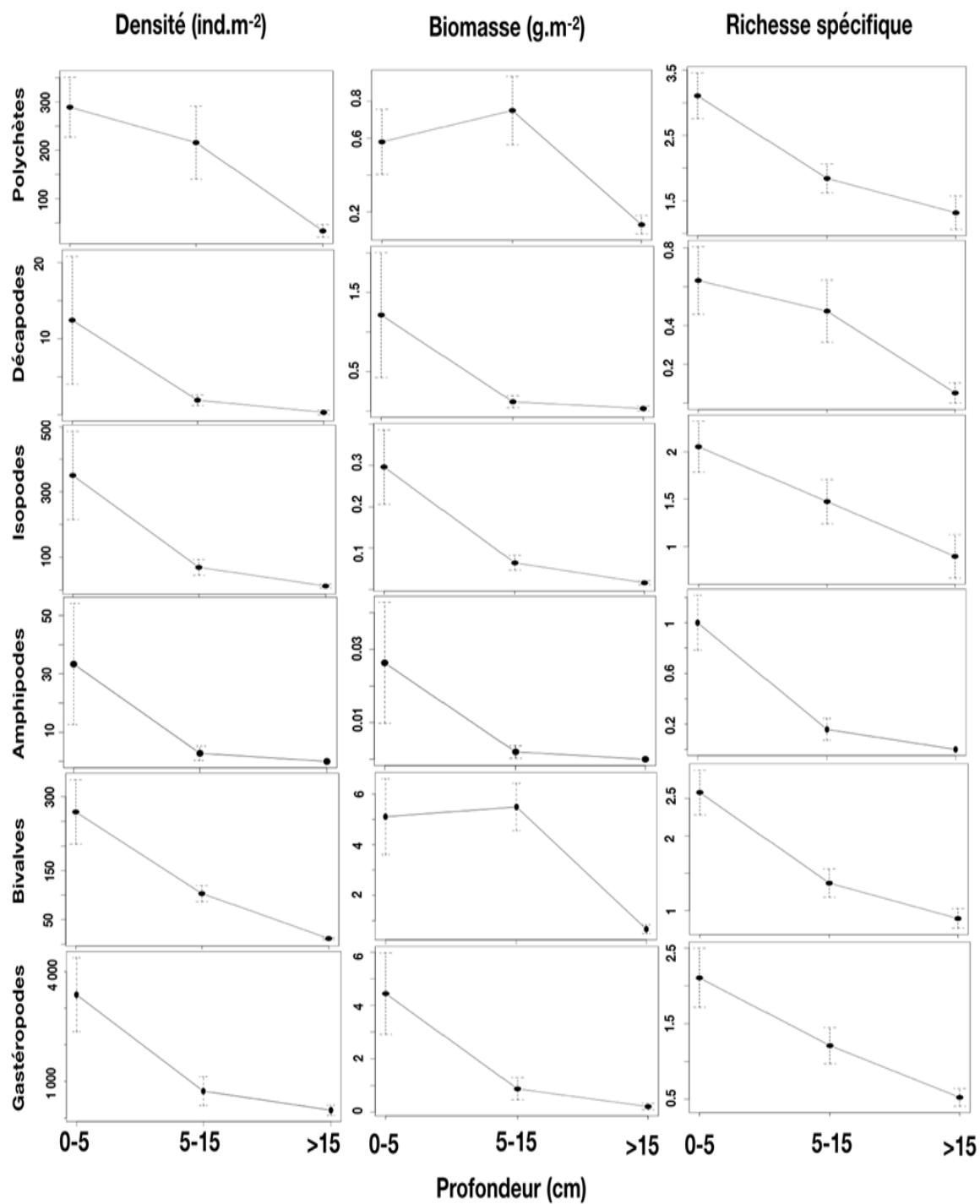


Figure 23 : Contribution des groupes zoologiques dans la composition benthique des trois couches sédimentaires.

Distributions verticales spécifiques

L'analyse des distributions de la densité et de la biomasse des 46 espèces benthiques identifiées au niveau des trois couches sédimentaires des dix-neuf stations échantillonnées, montre une forte corrélation de ces deux paramètres structuraux (Fig.24). Cependant certaines espèces échappent à cette forte corrélation, il s'agit principalement du crustacé décapode *Carcinus maenas* qui bien que faiblement représenté de point de vue densité dans les différents échantillons, sa grande taille lui confère une biomasse très importante.

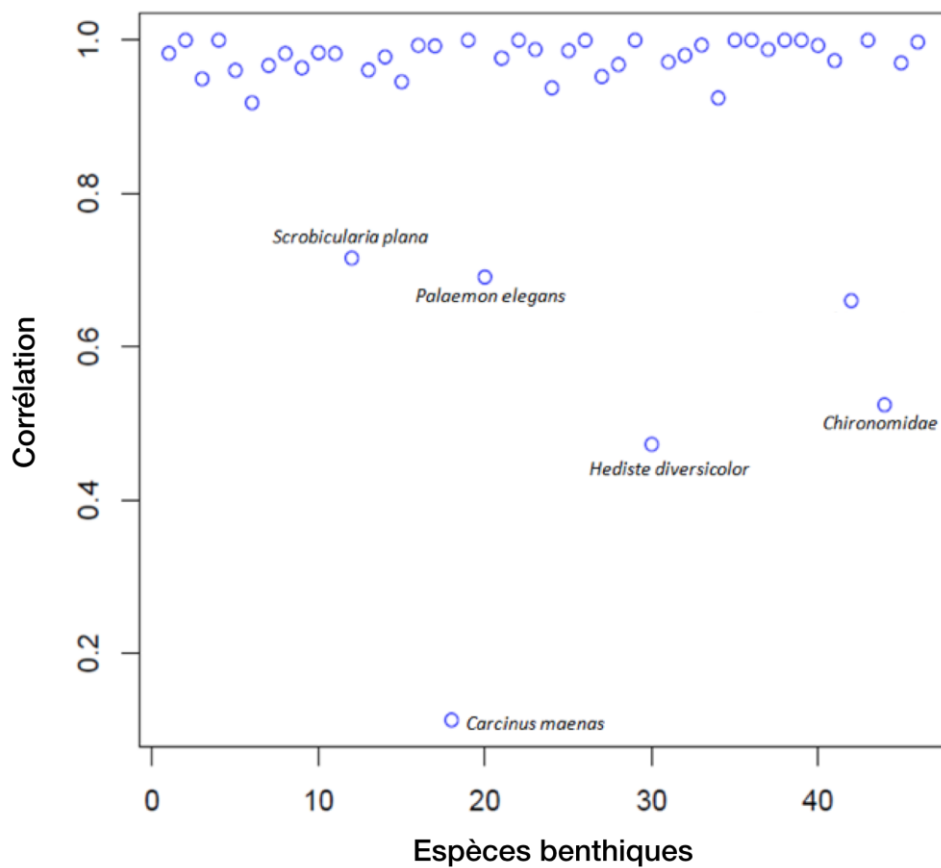


Figure 24 : Diagramme de corrélation densité-biomasse des 46 espèces identifiées dans les habitats intertidaux de Merja Zerga.

La variation verticale de neuf espèces benthiques les plus abondantes des peuplements benthiques de Merja Zerga, montre une tendance de variation similaire entre les densités et les biomasses de ces espèces (Fig.25). Néanmoins, deux espèces n'ont pas suivi cette tendance notamment : le polychète *Hediste diversicolor* dont la densité diminue avec la profondeur, alors que la biomasse augmente, ceci est dû à la localisation de la plupart des individus de grande taille en profondeur. De même, le bivalve *Scrobicularia plana*, montre les mêmes tendances que l'espèce précédente, chez cette espèce les petits individus atteignent leurs densités maximales dans la couche superficielle, tandis que leurs biomasses les plus importantes sont enregistrées entre 5 et 15 cm de profondeur (Fig.25).

La comparaison statistique de la distribution verticale des principales espèces benthiques entre les trois tranches verticales, montre que les densités et les biomasses de la plupart d'entre elles diminuent significativement avec la profondeur (Tab.11). En effet, les espèces ayant un régime alimentaire dépositif de surface, suspensif ou microbrouteur notamment, *Peringia ulvae*, *Scrobicularia plana*, *Cyathura carinata*, *Hediste diversicolor*, *Ruditapes decussatus* et *Cerastoderma edule*, enregistrent les fortes densités au niveau de la couche superficielle du sédiment, là où elles peuvent facilement exploiter les particules de matière organique qui se déposent à la surface du sédiment ainsi que les feuilles de phanérogames, des macroalgues et le biofilm. Les particularités alimentaires de ces espèces expliquent en partie, leur abondance au niveau des stations pourvues d'herbiers de zostères.

L'analyse de la distribution verticale de la densité et de la biomasse du polychète, dépositif de subsurface *Heteromastus filiformis* ne montre aucune différence statistiquement significative. En effet, cette espèce qui domine le peuplement des vasières intertidales de la lagune, présente une distribution verticale aléatoire dans les différentes tranches du sédiment (Tab.11). Son régime alimentaire lui permet d'ingérer le sédiment pour prélever la matière organique à n'importe quelle profondeur.

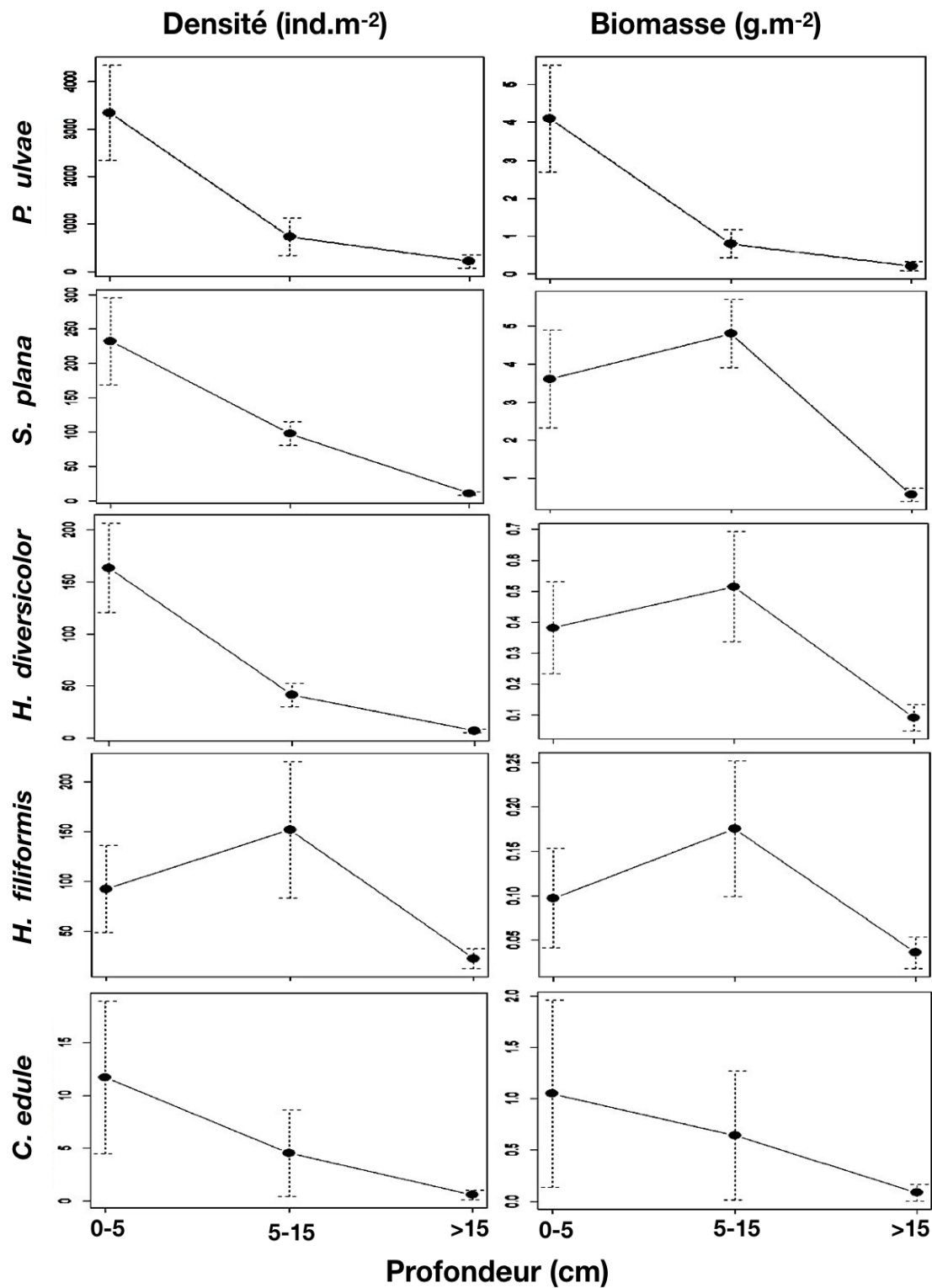


Figure 25 : Densités et biomasses moyennes des principales espèces dans les trois couches sédimentaire (0-5cm, 5-15 cm et >15cm).

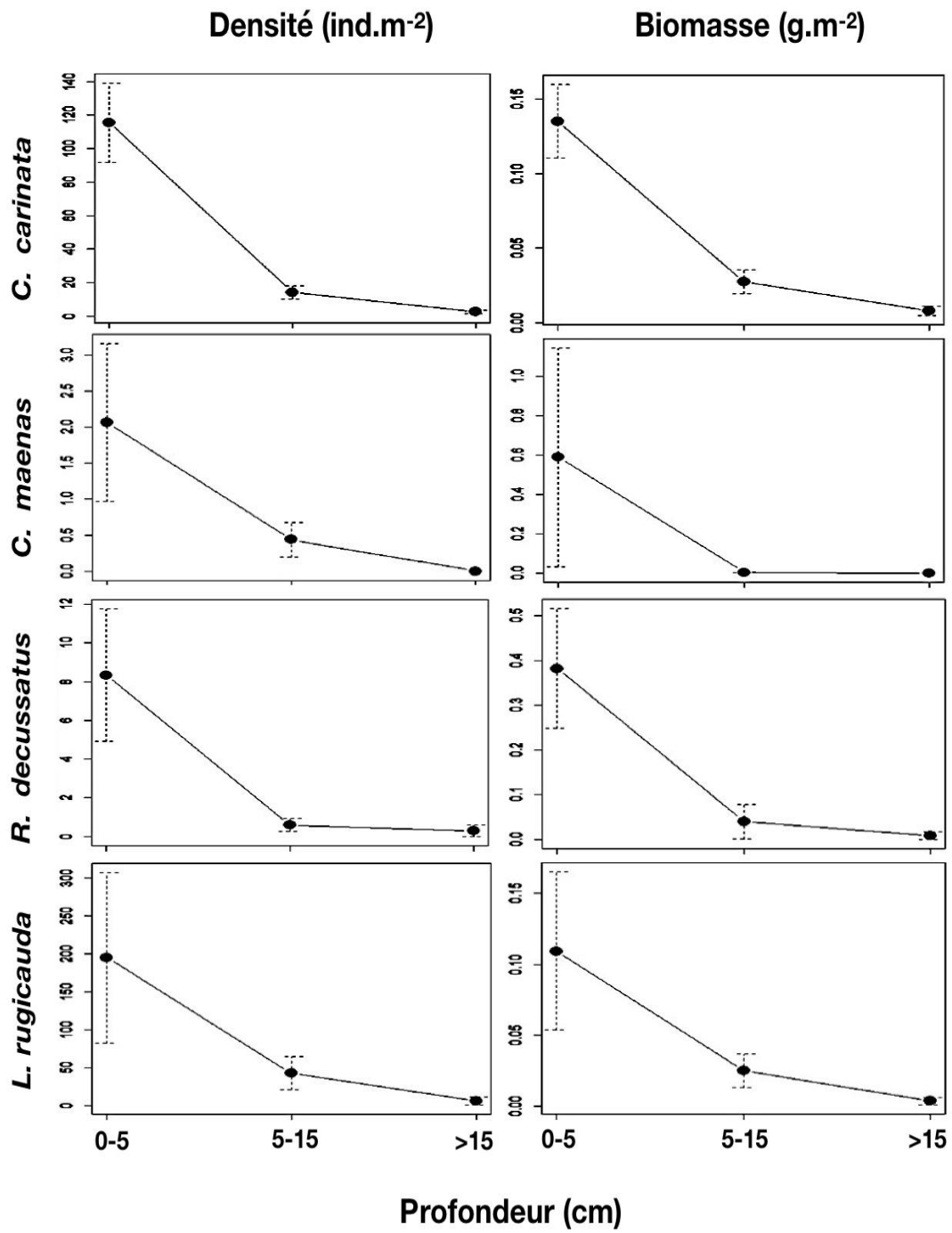


Figure 25 : (suite)

Tableau 11 : Différences des densités et des biomasses des principales espèces des habitats intertidaux de Merja Zerga, entre les trois couches sédimentaires (0-5cm (Tr1), 5-15cm (Tr2) et >15cm (Tr3)), révélées par les tests statistiques de Kruskal Wallis (KW) et de Mann-Whitney (MW). ($\neq$): différence significative à $p<0.05$. (=): pas de différence significative. (ns) = différence non significatif. (*): $p<0.05$; (**): $p<0.01$ et (***) : $p<0.001$.

	Density		Biomass	
	K-W	M-W test	K-W	M-W test
<i>P. ulvae</i>	**	Tr1 $\neq$ Tr2; Tr1 $\neq$ Tr3; Tr2=Tr3	**	Tr1 $\neq$ Tr2; Tr1 $\neq$ Tr3; Tr2=Tr3
<i>C. edule</i>	**	Tr1 $\neq$ Tr2; Tr1 $\neq$ Tr3; Tr2=Tr3	**	Tr1 $\neq$ Tr2; Tr1 $\neq$ Tr3; Tr2=Tr3
<i>S. plana</i>	***	Tr1=Tr2 ; Tr1 $\neq$ Tr3 ; Tr2 $\neq$ Tr3	***	Tr1=Tr2 ; Tr1 $\neq$ Tr3; Tr2 $\neq$ Tr3
<i>R. decussatus</i>	***	Tr1 $\neq$ Tr2; Tr1 $\neq$ Tr3 ; Tr2=Tr3	***	Tr1 $\neq$ Tr2; Tr1 $\neq$ Tr3; Tr2=Tr3
<i>C. carinata</i>	***	Tr1 $\neq$ Tr2; Tr1 $\neq$ Tr3; Tr2 $\neq$ Tr3	***	Tr1 $\neq$ Tr2; Tr1 $\neq$ Tr3; Tr2=Tr3
<i>L. rugicauda</i>	*	Tr1=Tr2; Tr1 $\neq$ Tr3; Tr2=Tr3	*	Tr1=Tr2; Tr1 $\neq$ Tr3; Tr2=Tr3
<i>H. diversicolor</i>	***	Tr1=Tr2 ; Tr1 $\neq$ Tr3 ; Tr2 $\neq$ Tr3	*	Tr1=Tr2 ; Tr1 $\neq$ Tr3 ; Tr2 $\neq$ Tr3
<i>H. filiformis</i>	ns	Tr1=Tr2; Tr1=Tr3; Tr2=Tr3	ns	Tr1=Tr2; Tr1=Tr3; Tr2=Tr3
<i>C. maenas</i>	*	Tr1=Tr2; Tr1 $\neq$ Tr3; Tr2=Tr3	*	Tr1 $\neq$ Tr2; Tr1 $\neq$ Tr3; Tr2=Tr3

IV. DISCUSSION

La distribution de la macrofaune benthique dans les sédiments intertidaux de la lagune Merja Zerga montre une stratification verticale corrélée négativement avec la profondeur. La richesse spécifique, la densité et la biomasse sont concentrées dans la couche superficielle des sédiments. Cette couche joue un rôle majeur dans le fonctionnement et le transfert des flux énergétiques au sein de cet écosystème paralique. En effet, plusieurs études antérieures traitant la distribution verticale de la macrofaune ont montré l'importance de cette couche superficielle (Johnson, 1967 ; Clavier, 1984 ; Hines & Comtois, 1985 ; Smith & Kukert, 1996 ; Rosenberg, 2001 ; Garmendia & Mora, 2003 ; Guerra-García *et al.*, 2003 ; Rosa & Bemvenuti, 2006 ; Rodil *et al.*, 2008 ; Cardoso *et al.*, 2010 ; Luczak *et al.*, 2013 ; Muniz *et al.*, 2013 ; Valencia *et al.*, 2014).

La distribution verticale homogène de la matière organique et de la composition granulométrique du substrat à une profondeur de 20 cm, suggère un mélange continu du sédiment par le processus de bioturbation. En effet, la macrofaune benthique a une incidence sur la texture, la composition et la réorganisation des particules sédimentaires à travers ses déplacements et ses activités d'enfouissement dans le sédiment (François *et al.*, 1997, 2002 ; Mermillod-Blondin & Rosenberg, 2006 ; Jaramillo *et al.*, 2007 ; Queiros *et al.*, 2011). Ainsi, ces caractéristiques sédimentaires (teneur en matière organique et granulométrie du substrat) ne peuvent être à l'origine des variations observées dans la répartition verticale de la macrofaune le long du profil sédimentaire.

L'accès limité de la majorité de ces espèces à des couches plus profondes semble dû à la combinaison de plusieurs facteurs liés aux caractéristiques biologiques spécifiques des organismes benthiques et/ou à d'autres propriétés des sédiments (Palacio *et al.*, 1993 ; Garmendia & Mora, 2003 ; Mucha *et al.*, 2004 ; Filgueiras *et al.*, 2007 ; Rodil *et al.*, 2008 ; Acuña *et al.*, 2012 ; Valencia *et al.*, 2014).

La taille des organismes semble jouer un rôle important dans la stratification verticale de la macrofaune benthique. En effet, les couches superficielles des sédiments sont colonisées par les individus de petite taille ayant des densités élevées et des biomasses faibles. Ce phénomène s'inverse progressivement avec la profondeur où on rencontre, les mêmes populations avec des effectifs plus faibles et des tailles et des biomasses plus importantes. Ceci est observé particulièrement chez les bivalves et les polychètes dont les individus de grande taille s'enfouissent plus en profondeur par rapport aux jeunes individus de petite taille qui présentent des fortes densités dans les couches superficielles.

Les adultes du bivalve biodiffuseur *Scrobicularia plana* sont capables de développer un long siphon pour atteindre la surface du sédiment, ce qui leur permet de vivre à des profondeurs parfois très importantes. La même observation est faite pour le diffuseur à galeries *Hediste diversicolor*, dont les adultes de grande taille sont capables de creuser des galeries profondes contribuant à la pénétration dans la colonne sédimentaire de l'eau et des solutés nécessaires à la respiration et la survie de la faune en profondeur (Esselink & Zwarts, 1989 ; Bouchet *et al.*, 2009).

Le passage de ces espèces benthiques de grande taille à des couches plus profondes peut aussi représenter un comportement pour échapper à leurs prédateurs tels que les poissons et les oiseaux (Zwarts & Wanink, 1993 ; Goeij *et al.*, 2001 ; Cardoso *et al.*, 2010).

Le niveau du positionnement d'une espèce dans la colonne sédimentaire peut dépendre également de son comportement et son régime alimentaire (Clavier, 1984 ; Josefson, 1989 ; Garmendia & Mora, 2003). En général, les dépositivores de surface qui se nourrissent au niveau des couches superficielles ou les suspensivores qui se nourrissent dans la colonne d'eau, colonisent en particulier les parties supérieures du sédiment. Alors que les dépositivores de subsurface tel que *Heteromastus filiformis*, ont une répartition plus large dans le profil sédimentaire, puisqu'ils sont capables d'ingérer le sédiment à n'importe quelle profondeur.

En analysant les résultats obtenus dans cette étude, nous avons jugé nécessaire de rappeler certains inconvénients liés à la technique d'échantillonnage utilisée. En effet, l'échantillonnage par carottier produit un dérangement et une perturbation de la distribution de la macrofaune dans le profil sédimentaire, en provoquant l'enfouissement en profondeur de certaines espèces tel que le polychète *Hediste diversicolor*, confronté à une telle perturbation physique, peut se retirer en profondeur, à plusieurs dizaines de centimètres (Zwarts & Wanink, 1993 ; Garmendia & Mora, 2003 ; Durou, 2006).

Cependant, cette perturbation n'affecte pas la distribution verticale de nombreuses espèces qui ont des tubes horizontaux ou qui retirent les appendices sans altérer la position du corps, comme les amphipodes et les bivalves (Reading & McGrorty, 1978 ; Hines & Comtois, 1985 ; Rosa & Bemvenuti, 2006).

De plus, l'échantillonnage de la macrofaune benthique a été effectué à marée basse, période durant laquelle les habitats intertidaux sont découverts. Dans ces conditions, la macrofaune a tendance à descendre profondément dans le sédiment pour échapper aux conditions instables associées au rythme des marées (Poznańska-Kakareko *et al.*, 2017).

Cette distribution indique, en fait, la disponibilité et l'accessibilité de ces organismes pour leurs principaux prédateurs (les limicoles) qui se nourrissent de la macrofaune benthique à marée basse.

Les résultats du présent chapitre montrent que la macrofaune benthique est concentrée dans les couches superficielles des habitats intertidaux de Merja Zerga. Cette abondance des proies à faible profondeur constitue une attraction majeure pour les espèces de limicoles fréquentant le site durant l'hivernage et les escales migratoires, notamment pour les oiseaux avec des becs courts, en vertu de l'accessibilité de leurs proies principales. Alors que les oiseaux dotés d'un bec long peuvent sonder en profondeur pour obtenir des proies plus profitables avec des valeurs énergétiques plus élevées, tels que les grands individus de *Hediste diversicolor* et *Scrobicularia plana* qui enregistrent les biomasses les plus importantes entre 5 et 15 cm de profondeur.

PARTIE III

LES LIMICOLES HIVERNANTS : UTILISATION DES HABITATS ET RELATION AVEC LES POTENTIALITES TROPHIQUES



F. TOUHAMI

CHAPITRE 6

STRUCTURE ET ORGANISATION SPATIALE DES PEUPEMENTS AVIENS ET LIEN AVEC LES RESSOURCES ALIMENTAIRES

I. INTRODUCTION

Plus d'une trentaine d'espèces de limicoles hivernent chaque année au Maroc, leurs effectifs s'élèvent à plus de 200 000 individus (Benhoussa, 2000 ; Dakki *et al.*, 2001 ; Qninba *et al.*, 2007). La majorité de ces peuplements se répartissent particulièrement au niveau des zones humides situées le long de la côte atlantique (lagunes, baies, estuaires, platiers rocheux, plages sableuses, etc.). Ces sites sont dotés en effet de vastes vasières et sablières qui constituent des habitats de prédilection pour le nourrissage des limicoles.

Une analyse détaillée de l'hivernage des limicoles au Maroc a permis de sélectionner sept sites d'importance internationale. Parmi ces sites, trois ont été identifiés par plus d'une espèce : Merja Zerga dont huit espèces répondent aux critères de la convention Ramsar, la Baie d'Ad-Dakhla avec cinq espèces et la Presqu'île du Cap Blanc avec trois espèces (Qninba, 1999).

Cette évaluation a été basée sur les critères de sélection de la Convention Ramsar, notamment le Critère 5, qui stipule qu'une zone humide devrait être considérée comme un site d'importance internationale si elle abrite habituellement, 20 000 oiseaux d'eau ou plus, et le Critère 6 qui considère une zone humide comme un site

d'importance internationale si elle abrite habituellement, 1% des individus d'une population régionale d'oiseau d'eau.

Il ressort de cette analyse que la lagune Merja Zerga est le meilleur site d'hivernage des limicoles au Maroc, elle abrite régulièrement, presque la moitié du contingent hivernant au Maroc, leurs effectifs atteignent, en pleine période d'hiver, en moyenne 120 000 individus (Qninba *et al.*, 2007). Cet intérêt international est dû principalement à la richesse et aux potentialités trophiques de ses vastes vasières intertidales (Touhami *et al.*, 2017b ; Touhami *et al.*, sous presse).

Notre travail dans ce chapitre consiste à mieux comprendre l'importance de ce site pour l'hivernage des limicoles. Nous analysons, dans un premier temps, l'évolution à long terme de leurs effectifs sur une période d'une vingtaine d'années (1995/2015). Cette analyse est suivie par une description de la structure et l'organisation spatiale de la communauté de limicoles hivernants à Merja Zerga afin de dégager les secteurs à forts enjeux de conservation pour l'accueil des limicoles en période hivernale. Nous étudions, également, la relation entre les limicoles et la macrofaune benthique, et nous testons si effectivement la répartition de ces oiseaux est conditionnée par la distribution de l'abondance et de la biomasse de leurs ressources alimentaires dans les habitats intertidaux de Merja Zerga.

II. MATERIELS ET METHODES

Evolution interannuelle des hivernants à Merja Zerga

Les données des dénombrements des oiseaux hivernants entre 1995 et 2010, utilisées dans ce chapitre sont celles stockées dans la base de données de l'institut scientifique de Rabat et auxquelles des chercheurs de notre laboratoire ont participées. Les recensements effectués après 2010 sont réalisés par notre équipe dans le cadre du suivi régulier de l'hivernage des oiseaux à Merja Zerga.

Recensement des limicoles durant la période d'étude

Afin d'évaluer l'importance du rôle de la faune benthique (proies) dans la répartition des limicoles (prédateurs) au niveau des différentes vasières intertidales, durant la

période de notre étude, nous avons réalisé en parallèle à l'échantillonnage du benthos, des campagnes de dénombrement des effectifs des limicoles, durant l'hiver 2013-2014.

Pour faciliter le comptage des limicoles au niveau des vasières intertidales, nous avons découpé le site en six secteurs qui englobent l'ensemble des stations où l'échantillonnage des peuplements benthiques a été réalisé :

- Secteur Goulet (ou Aval) : situé au niveau de la zone de passe (stations S1NV, S2V et S2NV des prélèvements du benthos - Fig.9);
- Secteur Nord : formé par Merja Kahla et la partie tidal d'Oued Drader (stations S3NV, S4V et S9NV);
- Secteur Ouest : formé par les vasières situées en face de douar Rouissiya (Stations S5NV, S6V, S6NV et S11NV);
- Secteur Est : constitué par les vasières situées en face de douar Gnafda (Station S8V et S8NV) ;
- Secteur Centre : comprend les vasières situées au centre de la lagune (station 7V et S7NV);
- Secteur Sud : formé par les vasières situées en face de l'embouchure de Canal Nador (stations S10V, S10NV, S12NV, S13NV et S14NV).

Les dénombrements des limicoles ont été effectués, à marée basse, par un ou deux personnes à l'aide d'un télescope OPTOLYTH TBS (60x80) et/ou des paires de jumelle Leica (10x42) munies d'un stabilisateur automatique. Au cours de l'échantillonnage, le nombre d'oiseaux de chaque espèce par secteur a été enregistré. Les données obtenues ont été ensuite exprimées en densités en divisant le nombre d'oiseaux obtenu par la superficie de chaque secteur (nombre d'oiseaux.ha⁻¹).

Elaboration des cartes de distribution globale et spécifiques des limicoles

Pour mieux visualiser la manière avec laquelle les limicoles se répartissent dans les vasières des différents secteurs de Merja Zerga, nous avons réalisé des cartes de distribution à l'aide du logiciel ArcGIS 10.3, en utilisant la méthode d'interpolation IDW "Inverse Distance Weighting". Cette technique d'interpolation prédit les valeurs

des cellules dans un raster à partir d'un nombre limité de points d'échantillonnage. Dans notre cas, ce processus nous a permis d'assigner des valeurs de densité de limicoles, à des espaces où cette variable est non connue, à partir de quelques points d'échantillonnage où les densités des limicoles ont été calculées auparavant.

Dans un premier temps, nous avons réalisé une carte de distribution globale de la totalité des limicoles fréquentant le site. Deuxièmement, nous avons réalisé des cartes de distribution des principales espèces de limicoles, dont l'abondance moyenne dans le site, dépassent 1% de l'effectif global de limicoles qui ont fréquentés les habitats intertidaux de Merja Zerga durant l'hiver 2013-2014.

Typologie spatiale des limicoles

Dans le but de dégager une synthèse globale qui permet de mettre en évidence les similitudes entre la composition et les profils d'abondances des peuplements de limicoles qui fréquentent les vasières des différents secteurs, nous avons soumis la matrice des données de recensement des limicoles à une analyse en composante principale (ACP). Rappelons que cette analyse multivariée est une méthode essentiellement exploratoire, qui permet de traduire graphiquement l'essentielle de l'information contenue dans une matrice de donnée, composée de plusieurs variables quantitatives.

Nous avons ensuite appuyé les résultats de l'ACP avec une classification hiérarchique ascendante (CHA) à partir des profils d'abondance des espèces de limicoles dans les vasières intertidales des différents secteurs.

Relation limicoles (prédateurs) / benthos (proies)

Afin de vérifier l'existence d'une éventuelle relation trophique entre les limicoles et les communautés benthiques, nous avons comparé, dans un premier temps, la cartographie de la distribution des limicoles à celles (densité et biomasse) de leurs proies dans les différents secteurs.

Pour tester statistiquement, le degré de relation entre la distribution des limicoles et celle de leurs ressources trophiques potentielles, nous avons effectué des tests de

corrélations à une échelle globale, en comparant la densité des limicoles à la densité et la biomasse globales de la macrofaune. Nous avons également comparé la variation de la distribution des limicoles en fonction de la distribution verticale de la macrofaune le long du profil sédimentaire (0-5 cm, 5-15 cm et >15 cm).

Ces analyses globales ont été complétées par des tests de corrélations à une échelle spécifique qui permettent de comparer les densités sectorielles des différentes espèces de limicoles à celles de six plus importantes espèces de macroinvertébrés benthiques.

Toutes ces relations ont été testées, à l'aide du test de corrélation de rang de Spearman.

III. RESULTATS

III.1. Evolution interannuelle des hivernants à Merja Zerga

L'analyse des données des dénombrements de limicoles (entre 1995 et 2015), montre qu'au total une trentaine d'espèces de limicoles appartenant à six familles passent régulièrement l'hiver au niveau de la lagune Merja Zerga (Tab.12). Ce peuplement d'hivernant est dominé par la famille des Scolopacidae qui compte, à elle seule, une vingtaine de taxa, suivi par la famille des Charadriidae qui est composée par six espèces. Les autres familles du groupe sont représentées par une ou deux espèces uniquement (Tab.12).

Malgré une stabilité relative de la richesse spécifique des limicoles hivernants au niveau du site, leurs effectifs globaux présentent une grande fluctuation interannuelle. En effet, la taille de ces peuplements varient entre 185 000 individus noté en 1997 et moins de 34 000 recensés en hiver 2010 (Fig.26). Cette importante variation interannuelle des effectifs est à mettre en relation avec la pluviométrie et l'état hydrologique des habitats du site (Qninba, 1999 ; Qninba *et al.*, 2006). Ainsi, durant les années à faible pluviométrie les limicoles ont tendance à se concentrer au niveau des grandes zones humides, en partie alimentées par les eaux océaniques. Alors que durant les années pluvieuses, plusieurs sites sont en eau offrant ainsi plus de choix aux limicoles qui s'y dispersent en groupes plus restreints.

Tableau 12 : Inventaire des espèces de limicoles de Merja Zerga et leurs statuts au Maroc (Ns : nicheur sédentaire ; No : nicheur occasionnel ; Nm : nicheur migrateur ; Hr : hivernant régulier ; Mp: migrateur de passage).

Nom Scientifique	Nom français	Statut au Maroc
Famille : HAEMATOPODIDAE		
<i>Haematopus ostralegus</i>	Huitrier-pie	Hr, Ns
FAMILLE : RECURVIROSTRIDAE		
<i>Himantopus himantopus</i>	Echasse blanche	Ns, Mp, Hr
<i>Recurvirostra avosetta</i>	Avocette élégante	No, Mp, Hr
FAMILLE : GLARIOLIDAE		
<i>Glareola pratincola</i>	Glaréole à collier	Nm, Mp
FAMILLE : BURHINIDAE		
<i>Burhinus oedicephalus</i>	Oedicnème criard	Ns, Hr
FAMILLE : CHARADRIIDAE		
<i>Charadrius hiaticula</i>	Grand Gravelot	Hr
<i>Charadrius dubius</i>	Petit Gravelot	Ns, Mp
<i>Charadrius alexandrinus</i>	Gravelot à collier interrompu	Ns, Mp
<i>Pluvialis apricaria</i>	Pluvier doré	Hr
<i>Pluvialis squatarola</i>	Pluvier argenté	Hr, Mp
<i>Vanellus vanellus</i>	Vanneau huppé	Ns, Hr
FAMILLE : SCOLOPACIDAE		
<i>Calidris canutus</i>	Bécasseau maubèche	Mp, Hr
<i>Calidris alba</i>	Bécasseau sanderling	Hr, Mp
<i>Calidris minuta</i>	Bécasseau minute	Hr, Mp
<i>Calidris ferruginea</i>	Bécasseau cocorli	Mp, Hr
<i>Calidris alpina</i>	Bécasseau variable	Mp, Hr
<i>Philomachus pugnax</i>	Combattant varié	Hr, M
<i>Gallinago gallinago</i>	Bécassine des marais	Hr
<i>Limosa limosa</i>	Barge à queue noire	Hr, Mp
<i>Limosa lapponica</i>	Barge rousse	Hr, Mp
<i>Numenius arquata</i>	Courlis cendré	Hr, Mp
<i>Numenius phaeopus</i>	Courlis corlieu	Hr, Mp
<i>Tringa erythropus</i>	Chevalier arlequin	Hr, Mp
<i>Tringa totanus</i>	Chevalier gambette	Hr, Mp
<i>Tringa stagnatilis</i>	Chevalier stagnatilis	Hr, Mp
<i>Tringa nebularia</i>	Chevalier aboyeur	Hr, Mp
<i>Tringa ochropus</i>	Chevalier cul-blanc	Hr, Mp
<i>Tringa glareola</i>	Chevalier sylvain	Hr, Mp
<i>Actitis hypoleucos</i>	Chevalier guignette	Hr, Mp
<i>Arenaria interpres</i>	Tournepierrre à collier	Hr, Mp

Notons également que durant les périodes pluvieuses une grande partie des habitats de la lagune, favorables aux limicoles, sont inondés.

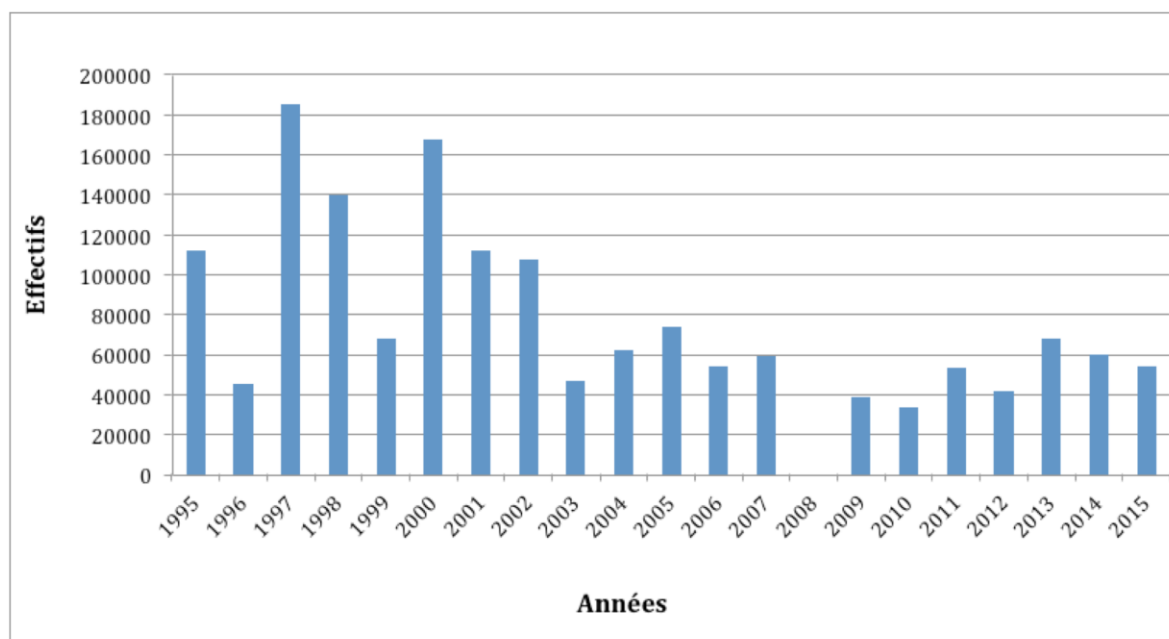


Figure 26 : Fluctuation interannuelle des effectifs de limicoles hivernants à Merja Zerga entre 1995 et 2015.

Les études phénologiques des limicoles à Merja Zerga montrent que les premiers arrivages commencent dès le mois de juillet (hivernants précoces) et se poursuivent jusqu'au début du mois de décembre. Il a été démontré également que les contingents de limicoles qui arrivent les derniers sont ceux qui hivernent dans le site. Les départs vers les quartiers de reproduction, commencent dès le mois de mars et se poursuivent jusqu'en avril-mai, pour ne laisser sur le site que les populations de reproducteurs et d'estivants non nicheurs (Qninba, 1999).

L'analyse détaillée de la microdistribution des limicoles qui hivernent au niveau de la lagune de Merja Zerga a montré que plus de 90% de l'effectif de ce groupe fréquentent de préférence les vasières intertidales qui constituent les milieux de nourrissage par excellence pour ce groupe d'oiseaux (Benhoussa, 2000).

III.2. Structure et organisation des limicoles durant la période d'étude

Analyse globale

Au total 17 espèces de limicoles ont été observées au niveau des habitats intertidaux de Merja Zerga durant la période d'étude (Fig.27).

Ce peuplement avien qui compte presque 60 000 individus est dominé par le Bécasseau variable qui forme 50% de l'effectif global de limicoles, suivi par le Bécasseau minute et le Grand gravelot qui totalisent, respectivement, 15% et 13% de l'effectif global (Fig.27).

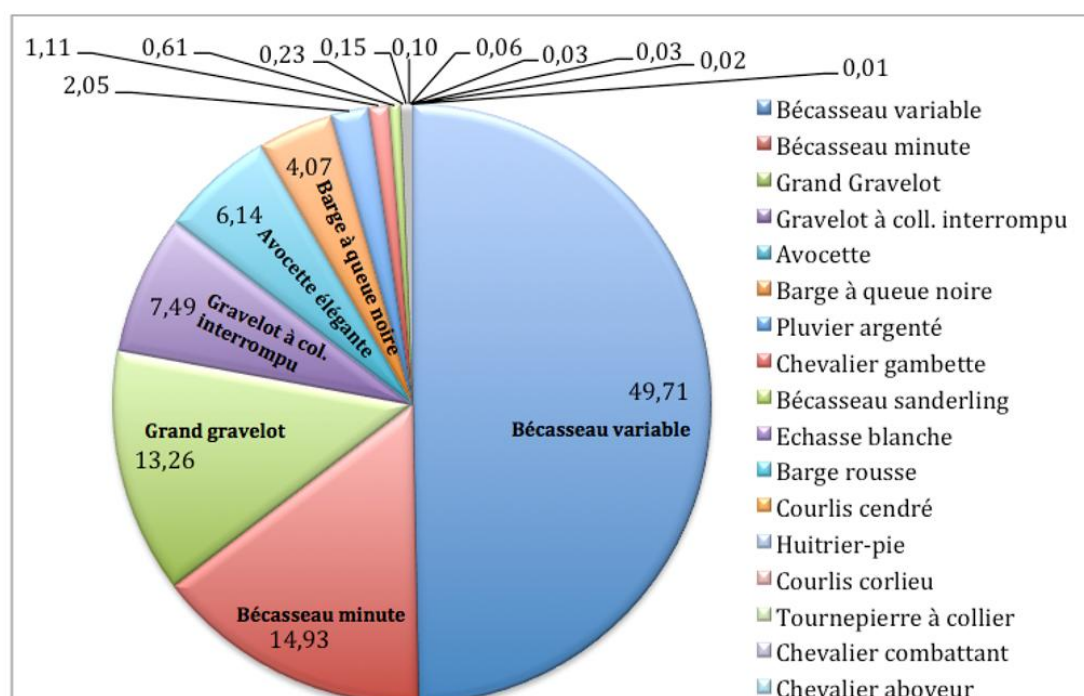


Figure 27 : Spectre spécifique de limicoles ayant fréquenté les habitats intertidaux de la lagune Merja Zerga, durant l'hiver 2013-2014.

La densité la plus élevée, de l'ordre de 27 individus par hectare, est enregistrée par le Bécasseau variable, alors que le Bécasseau minute, les deux Gravelots, l'Avocette élégante, la Barge à queue noire et le Pluvier argenté sont présents à des densités modérées qui varient entre 1 et 8 ind.ha⁻¹. Les autres espèces du contingent présentent des densités très faibles ne dépassant que rarement 0.3 ind.ha⁻¹ (Fig.28).

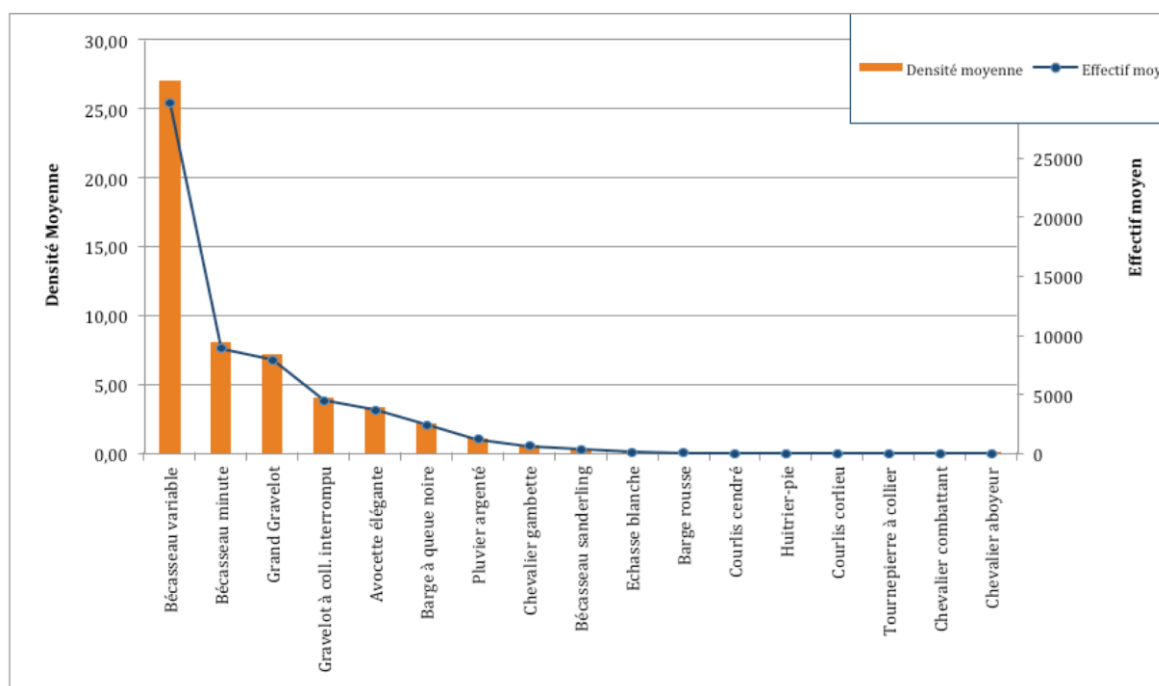


Figure 28 : Effectifs et densités moyens des différentes espèces de limicoles.

Distributions spatiales des limicoles

L'analyse de la répartition des limicoles entre les habitats des différents secteurs définis au préalable, a donné les résultats suivants :

Richesse spécifique : à l'exception du secteur situé au niveau du Goulet, qui présente une diversité spécifique très faible de l'ordre de trois taxa, les autres secteurs possèdent des richesses spécifiques comparables à quelques espèces près. En effet, les vasières qui ont été fréquentées par le plus grand nombre d'espèces de limicoles, sont celles situées au niveau des secteurs Nord et Est, avec respectivement 14 et 13 espèces. Les vasières du secteur Centre et du secteur Ouest hébergent 12 espèces chacun, alors que les vasières du secteur Sud ne comptent que dix espèces de limicoles (Tab.13).

Abondance : Les plus importants contingents de limicoles sont recensés au niveau des vasières du secteur Est avec des effectifs de l'ordre de 22 217 individus, suivi des vasières des secteurs Ouest et Sud qui ont hébergés 17 727 et 11 678 limicoles respectivement. Les peuplements de limicoles des vasières des secteurs Centre et

Nord ont enregistré des effectifs de l'ordre de 4 390 et 3 760 respectivement (Fig.29-Tab.13).

Densité : La variation de la densité des peuplements de limicoles dans les différents secteurs suit étroitement celle des abondances à l'exception du secteur Centre où le peuplement possède une abondance relativement faible, alors que sa densité affiche une valeur importante de l'ordre de 58 ind.ha⁻¹. Ceci est du à la faible superficie des vasières de ce secteur en comparaison avec les superficies des vasières des autres secteurs (Fig.30).

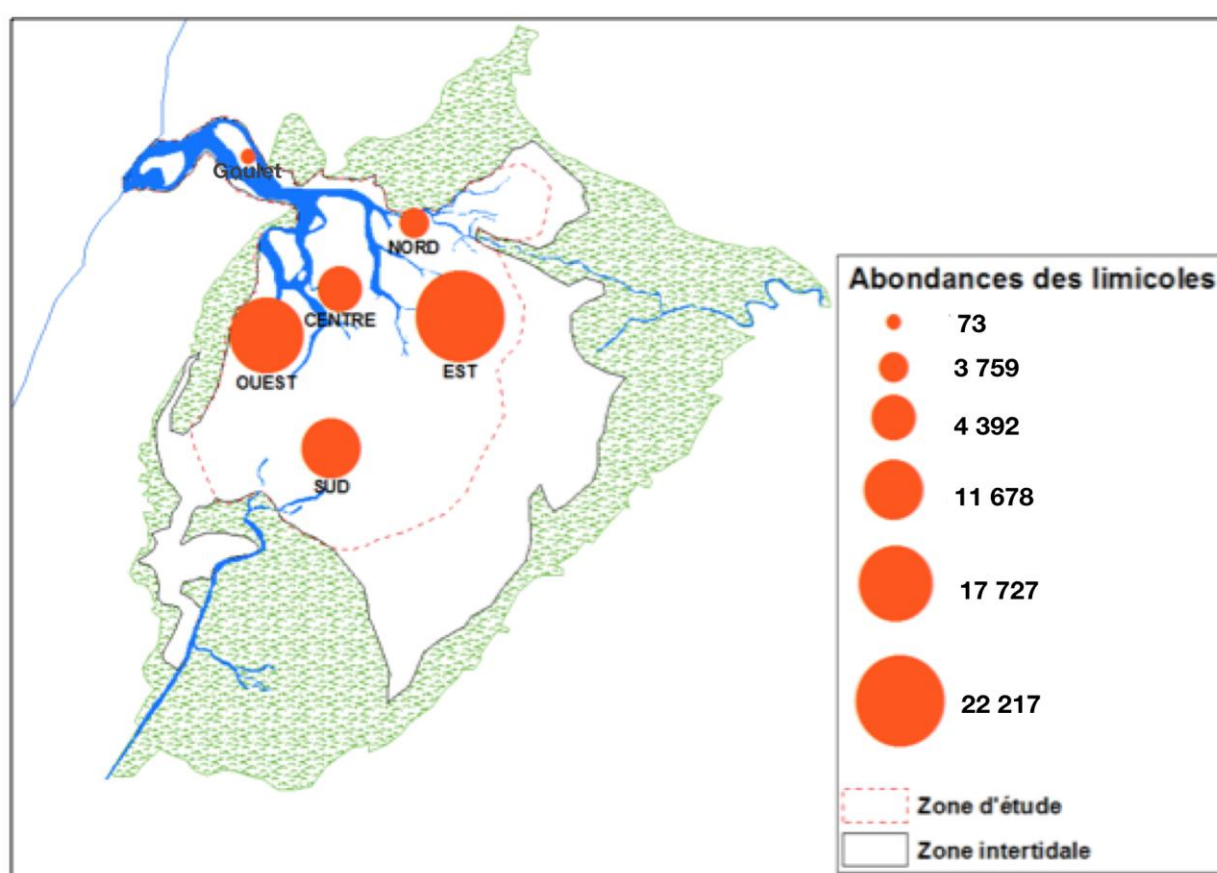


Figure 29 : Répartition des effectifs globaux de limicoles dans les différents secteurs de Merja Zerga (Hiver 2013-2014).

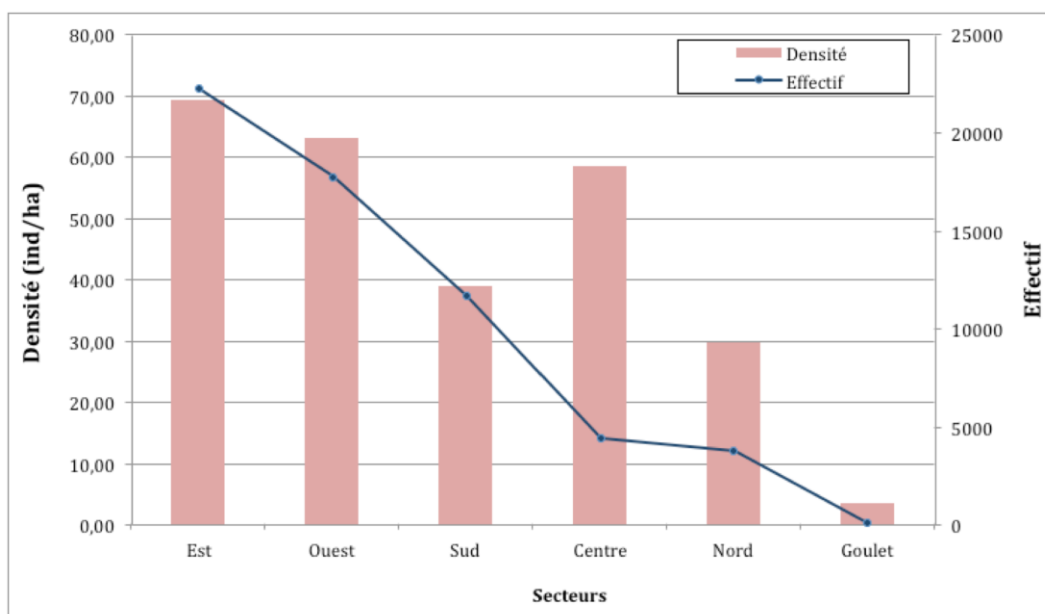


Figure 30 : Variation de l'effectif et de la densité des limicoles dans les habitats des différents secteurs de Merja Zerga.

Tableau 13 : Variation de l'effectif des limicoles dans les habitats des différents secteurs de Merja Zerga durant l'hiver 2013-2014.

Espèces \ Secteurs	Goulet	Nord	Est	Centre	Ouest	Sud
Bécasseau variable	0	1 150	12 590	1 225	8 530	6 254
Bécasseau minute	0	50	2 100	2 100	3 184	1 500
Grand Gravelot	0	927	3600	356	2300	751
Gravelot à coll. interrompu	0	242	2 059	281	1 300	600
Avocette élégante	0	557	810	28	724	1 556
Barge à queue noire	0	533	22	250	1 200	430
Pluvier argenté	0	57	450	65	260	396
Chevalier gambette	0	114	324	32	68	128
Bécasseau sanderling	0	18	220	18	52	60
Echasse blanche	0	68	0	26	45	0
Barge rousse	25	2	0	2	56	3
Courlis cendré	0	28	27	3	0	0
Huitrier-pie	38	0	0	0	0	0
Courlis corlieu	0	3	3	6	8	0
Tournepierrre à collier	10	0	7	0	0	0
Chevalier combattant	0	10	0	0	0	0
Chevalier aboyeur	0	0	5	0	0	0
Richesse spécifique	3	14	13	12	12	10
Effectif	73	3 759	22 217	4 392	17 727	11 678
Densité (ind.ha ⁻¹)	3.65	29.83	69.43	58.56	63.31	38.93

L'analyse de la carte de répartition globale montre que la distribution spatiale globale des densités des limicoles hivernants (toutes espèces confondues), au niveau des habitats intertidaux de la lagune Merja Zerga, n'est pas homogène (Fig.31). En effet, les densités les plus élevées sont enregistrées au niveau des vasières des secteurs Est (69 ind.ha⁻¹), Ouest (63 ind.ha⁻¹) et Centre (58 ind.ha⁻¹) (Fig.30 ; Fig.31). Ces secteurs peuvent être considérés, par conséquent, comme les zones hot-spot qui accueillent les fortes concentrations de limicoles. Les vasières de ces secteurs constituent sans aucun doute des zones privilégiées à enjeu de conservation majeur pour l'hivernage des limicoles au niveau de la zone humide Merja Zerga.

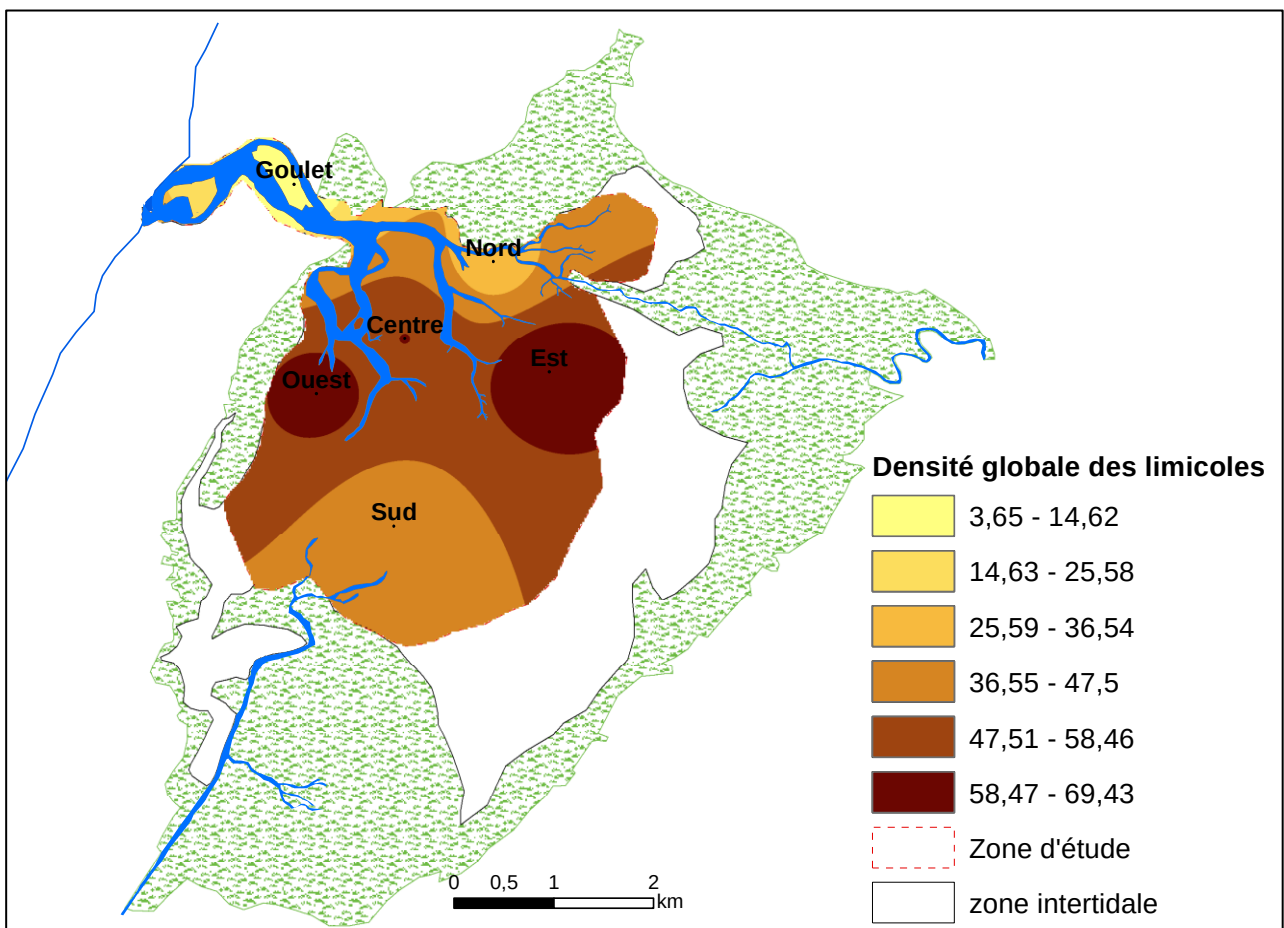


Figure 31 : Carte de répartition spatiale des densités des limicoles (ind.ha⁻¹) dans les habitats intertidaux de Merja Zerga (interpolation IDW).

Distributions spécifiques

Nous avons pris en considération dans ces analyses spécifiques, uniquement les espèces limicoles dont l'abondance dans le site, dépassent 1% de l'effectif global.

Bécasseau variable : Ce limicole est régulièrement présent en grandes concentrations au niveau du site. Durant l'hiver 2013-14, son effectif a dépassé 29 740 individus soit presque 50% du contingent global de limicoles. Les vasières intertidales des secteurs Est et Ouest sont les plus sollicités par cette espèce (Fig.32). Elles peuvent hébergées jusqu'à 71% de son effectif global dans le site.

Bécasseau minute : Bien que cette espèce se trouve souvent mélangée au Bécasseau variable, sa densité la plus élevée est enregistrée au niveau des vasières du secteur Centre (Fig.32). Notons cependant que de point de vue effectif, les habitats des secteurs (Ouest, Centre et Est) sont les plus fréquentés avec plus de 82% de l'effectif global de cette espèce.

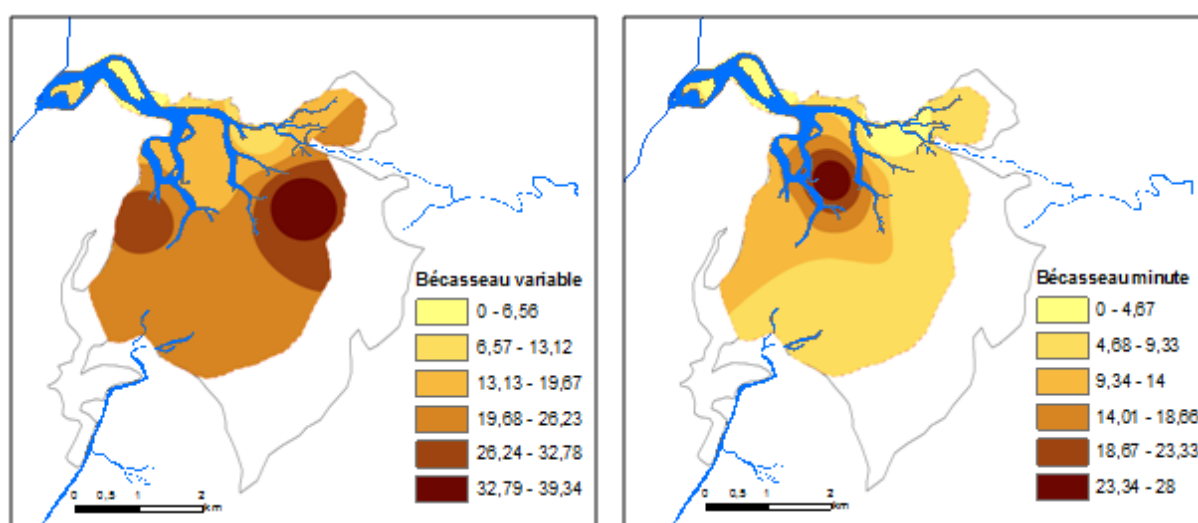


Figure 32 : Carte de répartition des densités (ind.ha⁻¹) du Bécasseau variable et du Bécasseau minute dans les habitats intertidaux de Merja Zerga.

Grand gravelot et Gravelot à collier interrompu : Ces deux espèces fréquentent particulièrement les vasières des secteurs Ouest et Est qui peuvent héberger jusqu'à 85% de leur effectif global respectif. Leurs densités au niveau des vasières de ces deux secteurs varient entre 7 et 11 ind.ha⁻¹ pour le Grand gravelot et entre 4 et 6 ind.ha⁻¹ pour le Gravelot à collier interrompu (Fig.33)

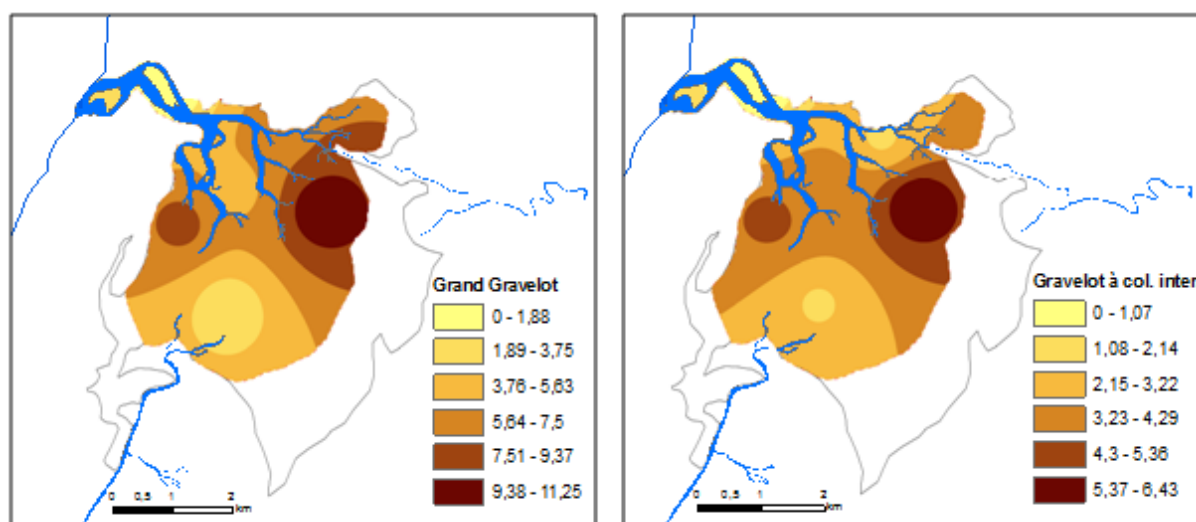


Figure 33 : Carte de répartition des densités (ind.ha⁻¹) du Grand gravelot et du Gravelot à collier interrompu dans les habitats intertidaux de Merja Zerga.

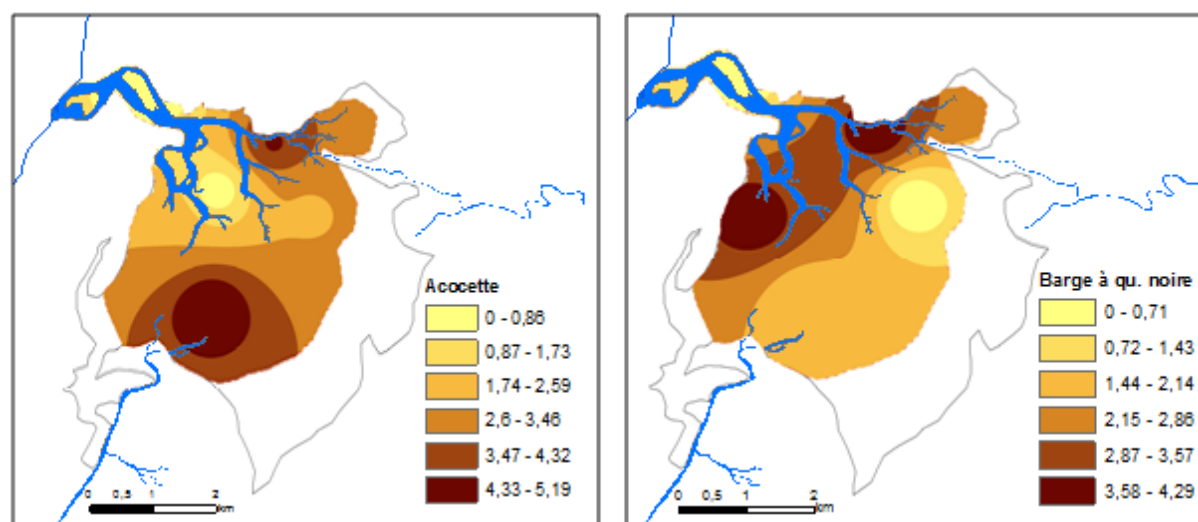


Figure 34 : Carte de répartition des densités (ind.ha⁻¹) de l'Avocette élégante et de la Barge à queue noire dans les habitats intertidaux de Merja Zerga.

Avocette élégante : Les vasières des secteurs Sud et Est constituent les habitats préférés de cette espèce (Fig.34). Elles accueillent presque 65% de son effectif global dans le site.

Barge à queue noire : Les densités les plus importantes de ce limicole sont relevées dans les vasières du secteur Ouest et du secteur Nord (Fig.34).

Pluvier argenté : Les vasières des secteurs Est, Sud et Ouest, accueillent plus de 90% de son effectif globale dans le site. Ses densités les plus élevées sont notées dans les vasières du secteur Est avec 1.41 ind.ha⁻¹ (Fig.35).

Chevalier gambette : Au niveau de Merja Zerga, ce sont les vasières intertidales des secteurs Est, Sud et Nord qui accueillent les plus grands contingents de ce limicole avec des effectifs compris entre 114 à 324 individus. Ces 3 secteurs sont fréquentés par 85% de l'effectif global de cet oiseau.

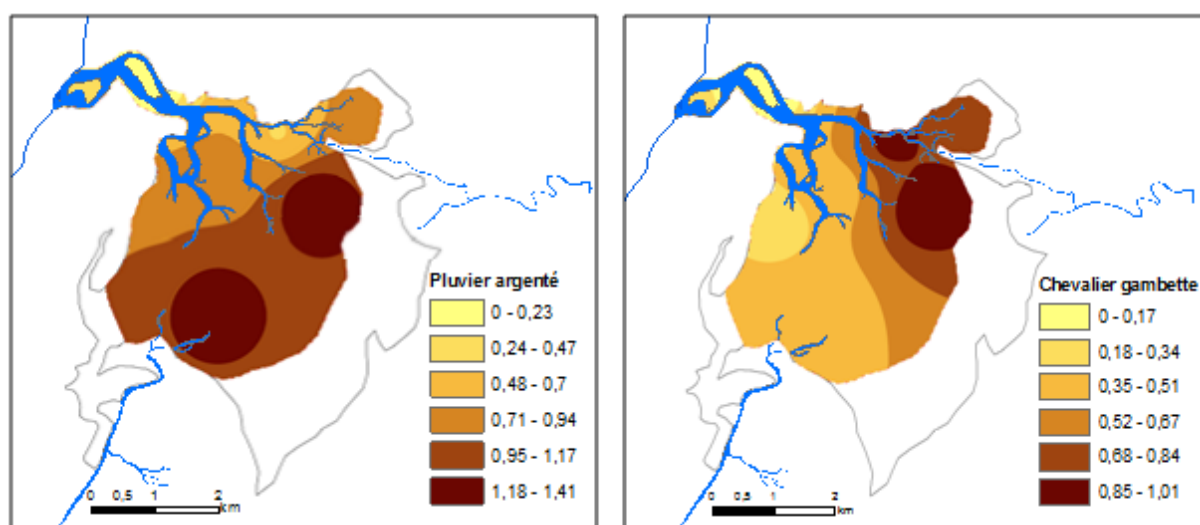


Figure 35 : Carte de répartition des densités (ind.ha⁻¹) du Pluvier argenté et du Chevalier gambette dans les habitats intertidaux de Merja Zerga.

Typologie spatiale des limicoles - Analyse de synthèse

Les résultats de l'analyse en composantes principales montrent l'ordination des différents secteurs en fonction de la composition et les profils d'abondances des peuplements de limicoles (Fig.36).

Sur le plan factoriel F1-F3 (68% d'inertie), on constate que l'axe F1 isole d'un côté le secteur Goulet, et de l'autre côté de l'axe les vasières des autres secteurs. Ces derniers peuvent être scindés à leur tour en deux groupes (Fig.36). Un premier groupe, situé vers les valeurs positives de l'axe F3, formé par les vasières des secteurs Nord et Sud et un second groupe, comprenant les secteurs Est, Ouest et centre.

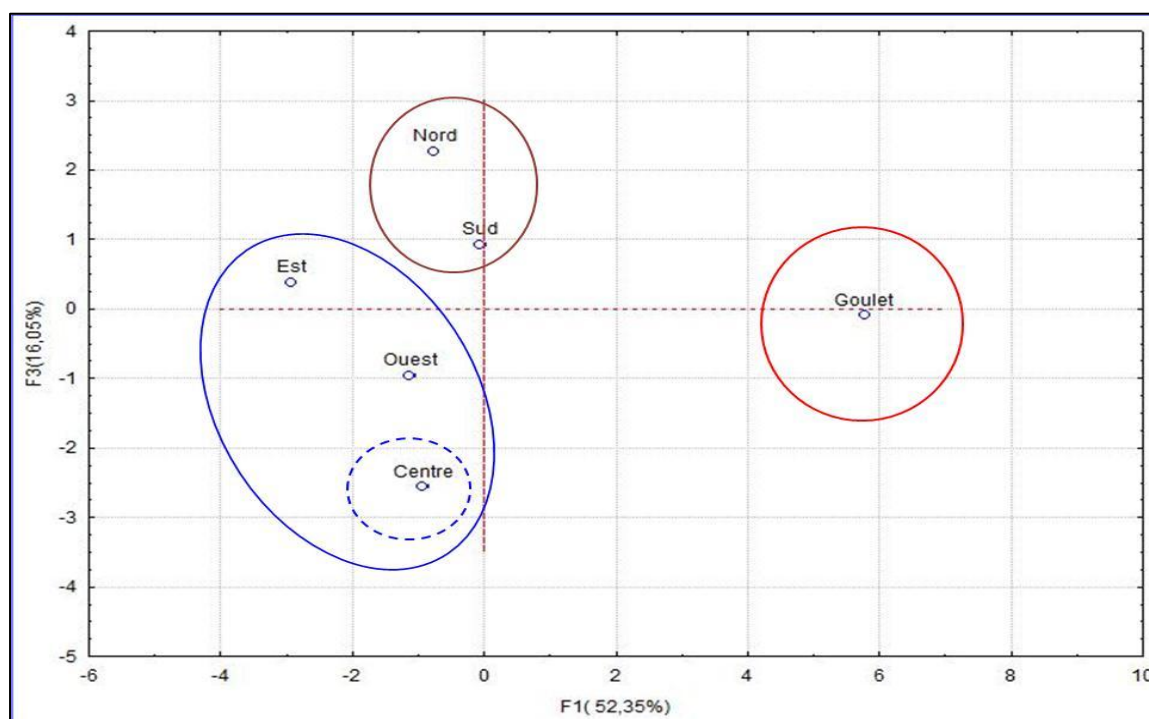


Figure 36 : Distribution du nuage de points relevés (secteurs de recensement des limicoles) dans le plan factoriel F1-F3 issue de l'analyse en composante principale.

Les espèces de limicoles responsables de l'isolement du secteur Goulet sont le Tournepierre à collier (ToCo), l'Huitrier-pie (HuPi) et la Barge rousse (BaRo) qui sont fortement et positivement corrélées avec l'axe F1 (Fig.37). Il s'agit des espèces très inféodées aux habitats sablonneux ou rocheux et qui sont bien représentés dans ce secteur.

Le deuxième groupement formé par les vasières des secteurs Est, Ouest et Centre, accueillent des peuplements ayant une importante richesse spécifique (Rsp) et des densités élevées (Dmoy). Ces deux paramètres sont fortement et négativement

corrélés avec l'axe F1 (Fig.37). Au niveau de ces secteurs, on a enregistré les fortes densités du Bécasseau variable (BeVa), du Bécasseau minute (BeMi), du Grand gravelot (GrGr), du Pluiver argenté (PlAr), du Bécasseau sanderling (BeSa) et Gravelot à collier interrompu (Grin). Les vasières des secteurs Nord et Sud qui constituent le dernier groupe, sont fréquentées par des peuplements de limicoles ayant des densités moyennes modérées. Trois espèces présentent leurs plus fortes densités au niveau de ces secteurs, il s'agit de l'Avocette élégante (AvEl), du Courlis cendré (CoCe) et du Chevalier gambette (ChGa).

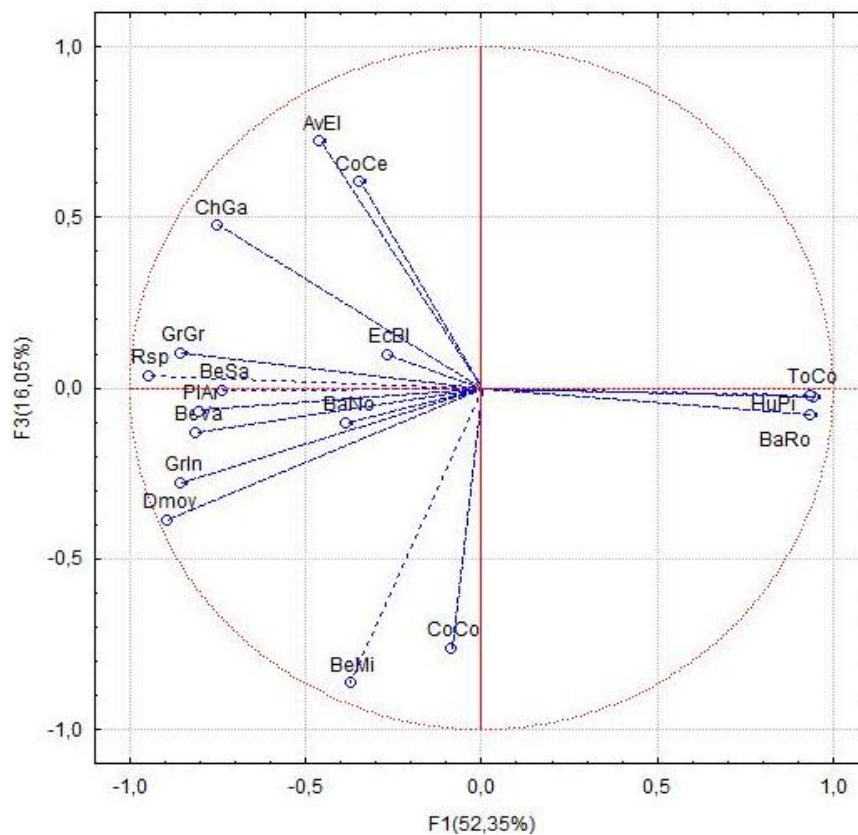


Figure 37 : Projection des espèces de limicole dans le cercle de corrélation du plan factoriel F1-F3 issue de l'analyse en composantes principales. Rsp : Richesse spécifique ; Dmoy : Densité moyenne ; ToCo : Tournepierrre à collier ; HuPi : Huitrier-pie ; BaRo : Barge rousse ; CoCo : Courlis corlieu ; BeMi : Bécasseau minute ; Grin : Gravelot à collier interrompu ; BeVa : Bécasseau variable ; PlAr : Pluvier argenté ; BeSa : Bécasseau sanderling ; GrGr : Grand Gravelot ; BaNo : Barge à queue noire ; EcBl : Echasse blanche ; ChGa : Chevalier gambette ; CoCe : Courlis cendré ; AvEl : Avocette élégante.

La classification hiérarchisée obtenue à partir des profils d'abondance des espèces de limicoles dans les vasières intertidales des différents secteurs a donné des groupements similaires à ceux obtenus par l'ACP (Fig.38).

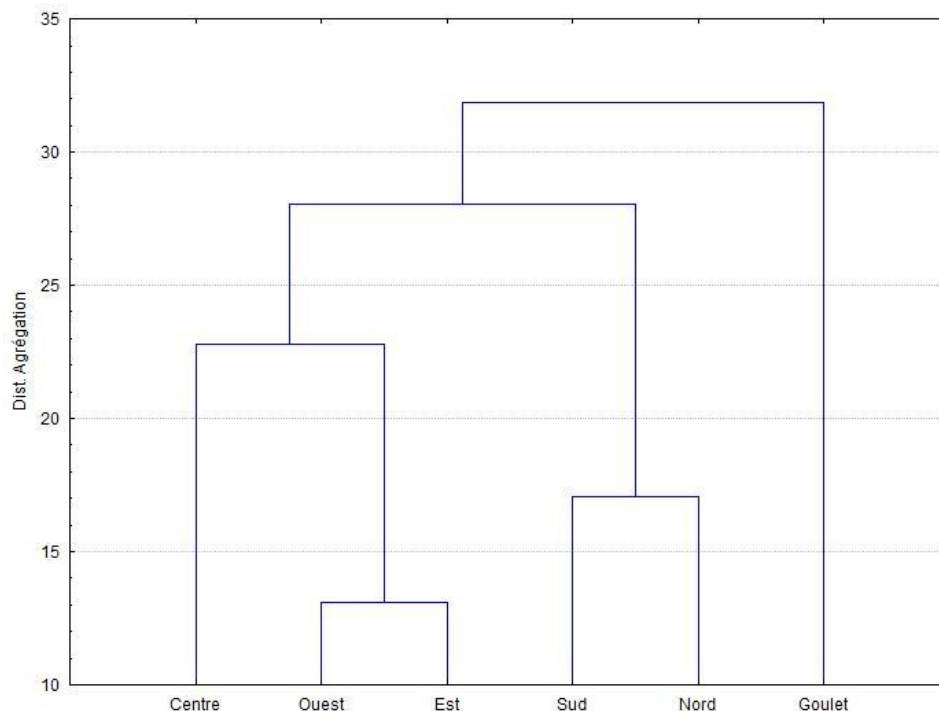


Figure 38 : Dendrogramme issu de la classification hiérarchique appliquée aux données des dénombrements de limicoles des différents secteurs.

III.3. Relation limicoles (prédateurs) / benthos (proies)

Analyse globale

L'analyse de la carte de répartition des densités globales des limicoles montre que cette dernière se superpose parfaitement avec la carte de distribution de la densité de la macrofaune benthique (Fig.39). En effet, il semble que les vasières très riches en macroinvertébrés benthiques, qui constitue la principale ressource alimentaire pour ces oiseaux, accueillent les contingents de limicoles les plus abondants et ayant les densités les plus élevées (Fig.39).

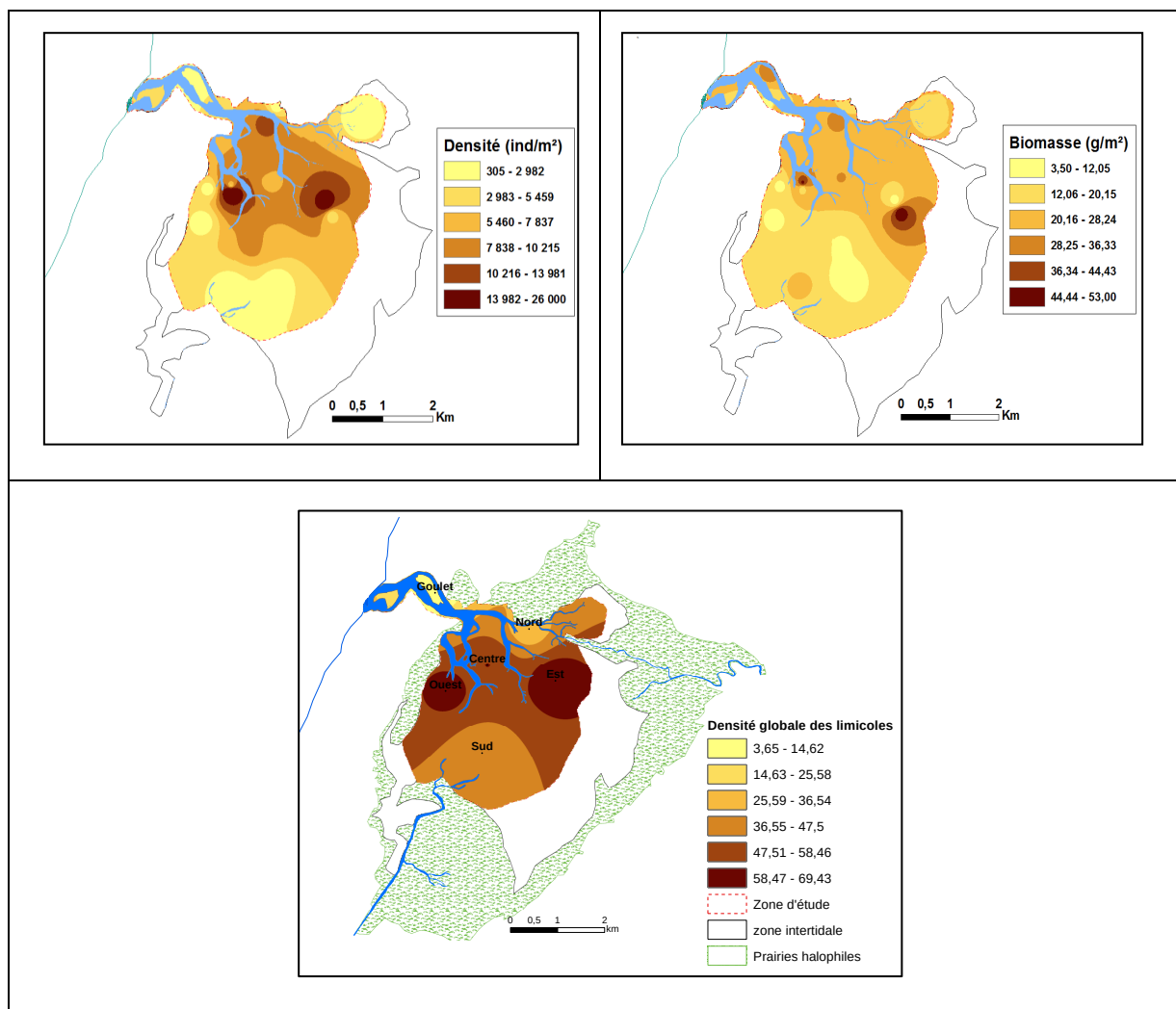


Figure 39 : Cartes de répartition de la macrofaune benthique (densité et biomasse (les deux cartes en haut)) et celle de la densité globale des limicoles (en bas) au niveau des habitats intertidaux de Merja Zerga.

La lecture du Tableau (Tab.14) montre que la densité globale des limicoles est fortement corrélée avec la densité de la macrofaune benthique ($\rho=0.94$), et légèrement corrélée avec la biomasse. Une analyse plus détaillée montre que la distribution des limicoles présente une corrélation hautement importante avec les densités des macroinvertébrés benthiques qui peuplent les tranches superficielles des vasières (entre 0 et 5 cm de profondeur), avec un coefficient de corrélation de l'ordre de 0.89 (Tab.14).

Tableau 14 : résultats du test de corrélation de Spearman entre les données des densités des limicoles et les densités et biomasses des communautés benthiques de Merja Zerga.

Macrofaune Benthique		Corrélation avec la densité des limicoles (rho)
Densité globale (0-20cm)		0.94
Biomasse globale (0-20cm)		0.48
Densité verticale	0-5 cm	0.89
	5-15 cm	0.65
	>15 cm	0.65
Biomasse verticale	0-5 cm	0.54
	5-15 cm	0.03
	>15 cm	0.09

Analyse spécifique

La comparaison entre la distribution de la densité des différentes espèces de limicoles et la densité globale de la macrofaune benthique, montre que les plus fortes corrélations ont été observées chez les deux espèces de Gravelot et le Bécasseau variable avec des valeurs du coefficient "rho" qui varient entre 0.94 et 0.82.

Les distributions du Bécasseau sanderling, du Bécasseau minute, du pluvier argenté, du Chevalier aboyeur, du Courlis corlieu et de la Barge à queue noire sont également plus ou moins corrélées avec les densités des macroinvertébrés benthiques, avec des coefficients qui oscillent entre 0.55 et 0.71 (Tab.15).

Par ailleurs les distributions des biomasses de la macrofaune, dans les habitats intertidaux de la Merja Zerga, ne présentent pas de corrélations importantes avec les profils d'abondance des espèces de limicoles (exception faite pour le Grand gravelot et le Chevalier aboyeur).

L'absence d'une corrélation importante entre la répartition des limicoles et la biomasse de la macrofaune, est dû au fait que les habitats des différents secteurs ont des valeurs de biomasses comparables (Chapitre 3-Tab.6 et Fig.39), ainsi l'effet de

cette composante sur la distribution des limicoles se trouve, par conséquent, atténuée malgré son importance dans le régime trophique de ces oiseaux.

Tableau 15 : Résultats du test de corrélation de Spearman entre la densité et la biomasse de la macrofaune benthique et la densité des différentes espèces de limicoles de Merja Zerga.

Espèces de limicoles	Macrofaune benthique	
	Densité globale	Biomasse globale
Gravelot à collier interrompu	0.94	0.48
Grand Gravelot	0.94	0.65
Bécasseau variable	0.82	0.42
Bécasseau sanderling	0.71	0.08
Bécasseau minute	0.71	0.02
Pluvier argenté	0.65	0.20
Chevalier aboyeur	0.65	0.65
Courlis corlieu	0.57	0.05
Chevalier gambette	0.55	0.11
Courlis cendré	0.39	0.15
Barge à queue noire	0.37	-0.08
Echasse blanche	0.15	-0.21
Avocette	0.02	-0.37
Chevalier combattant	-0.13	-0.13
Tournepierrre à collier	-0.16	0.54
Barge rousse	-0.42	0.02
Huitrier-pie	-0.65	0.13

Pour mieux comprendre le rôle respectif des différentes espèces de la macrofaune benthique dans la répartition des limicoles au niveau des vasières intertidales, nous avons mis en relation les densités moyennes des principales espèces de la macrofaune benthique avec celles des limicoles hivernants au niveau des habitats des différents secteurs (Tab.16).

Il ressort de cette analyse que les distributions des densités du gastéropode *Peringia ulvae* présentent des corrélations importantes avec les répartitions de densités d'une dizaine d'espèces de limicoles (le Grand gravelot, le Gravelot à collier interrompu, le Bécasseau variable, le Bécasseau minute, le Bécasseau, sanderling, le Pluvier

argenté, l'Huitrier-pie, le Chevalier aboyeur, le Courlis corlieu et le Chevalier gambette) (Tab.16).

Le bivalve *Scrobicularia plana* est corrélé avec les deux espèces de Gravelot, le Bécasseau variable, l'Huitrier-pie, le Chevalier aboyeur, le Chevalier gambette, la Barge rousse et le Courlis cendré.

Les distributions des deux polychètes *Heteromastus filiformis* et *Hediste diversicolor* montrent des relations importantes avec la répartition de six espèces de limicoles, et le crustacé *Cyathura carinata* avec sept espèces de limicoles (Tab.16).

Le bivalve *Cerastoderma edule* est la seule espèce dont l'abondance est corrélée avec la distribution des densités de deux espèces limicoles seulement, l'Huitrier-pie et la Barge rousse. En effet, ces espèces fréquentent de préférences les habitats intertidaux localisés au niveau de la zone de passe, où prolifère ce bivalve (Chapitre 3).

Tableau 16 : résultats du test de corrélation de Spearman entre les densités des espèces limicoles et les densités des principales espèces benthiques dans les habitats intertidaux de Merja Zerga.

Espèces benthiques Limicoles	<i>P. ulvae</i>	<i>S. plana</i>	<i>H. filiformis</i>	<i>H. diversicolor</i>	<i>C. carinata</i>	<i>C. edule</i>
Grand gravelot	0.94	0.94	0.25	0.71	0.60	-0.17
Gravelot à collier interrompu	0.94	0.65	0.6	0.37	0.60	-0.55
Bécasseau variable	0.83	0.6	0.71	0.25	0.48	-0.63
Bécasseau minute	0.71	0.31	0.48	0.25	0.48	-0.55
Bécasseau sanderling	0.71	0.48	0.82	0.37	0.82	-0.81
Pluvier argenté	0.66	0.48	0.88	0.2	0.54	-0.81
Huitrier-pie	0.65	0.65	0.65	-0.65	-0.65	0.66
Chevalier aboyeur	0.65	0.65	0.39	0.39	0.65	-0.66
Courlis corlieu	0.58	0.4	0.05	0.52	0.38	-0.02
Chevalier gambette	0.55	0.81	0.49	0.84	0.89	-0.43
Barge rousse	0.42	0.6	0.77	-0.54	-0.77	0.7
Courlis cendré	0.39	0.76	0.03	0.94	0.75	0.06
Barge à queue noire	0.37	0.37	0.02	0.43	0.02	-0.02
Tournepierrre à collier	0.16	0.17	0.34	-0.34	-0.16	0.42
Echasse blanche	0.15	0.33	0.33	0.64	0.21	0.24
Chevalier combattant	0.13	0.39	0.39	0.65	0.13	0.39
Avocette élégante	0.02	0.25	0.48	0.26	0.08	-0.46

IV. DISCUSSION

La lagune Merja Zerga est le meilleur site d'hivernage des limicoles au Maroc. Elle abrite régulièrement, presque la moitié du contingent hivernant dans le pays. Durant l'hiver 2013-2014, dix-sept espèces de limicoles ont été observées au niveau des habitats intertidaux de Merja Zerga. Le Bécasseau variable, le Bécasseau minute, le Grand gravelot et le Gravelot à collier interrompu constituent plus de 85% de l'effectif global de ce contingent. Toutes ces espèces vérifient le critère 6 de la convention Ramsar (Qninba, 1999).

Une grande similarité a été observée entre la carte de répartition des limicoles et celle de la distribution de la densité globale de la macrofaune benthique. En effet, les vasières des secteurs Est et Ouest, très riches en macroinvertébrés benthiques, sont les habitats les plus recherchés par les limicoles. Ce résultat était prévisible puisque plusieurs études ont montré que les limicoles choisissent leurs sites d'hivernage, essentiellement en fonction de la disponibilité des proies. De même que la distribution de ces oiseaux à l'intérieur d'un même site dépend également de la disponibilité et l'accessibilité des proies. Cette importance du facteur "ressources alimentaires" a été mise en évidence depuis longtemps, ainsi des corrélations entre l'abondance des limicoles et la distribution de leurs proies ont été observées, aussi bien dans l'hémisphère Nord que dans l'hémisphère Sud (Goss-Custard *et al.*, 1977 ; Bryant, 1979 ; O'Connor, 1981 ; Ens *et al.*, 1990, 1994 ; Colwell & Landrum, 1993 ; Piersma *et al.*, 1993a,b ; Triplet *et al.*, 1999 ; Butler *et al.*, 2001 ; Rolet, 2015 ; Pérez-Vargas *et al.*, 2016 ; Ponsero *et al.*, 2016).

Au niveau de Merja Zerga la relation entre la répartition globale des limicoles et la distribution de leur ressources alimentaire (macrobenthos) est très marquée avec un coefficient de corrélation très important ($\rho=0.94$). Les mêmes corrélations ont été constatées entre la distribution du macrobenthos et les profils de répartition des principales espèces notamment le Grand gravelot, le Gravelot à collier interrompu, le Bécasseau variable, le Bécasseau minute, le Bécasseau sanderling, le Pluvier argenté, l'Huitrier-pie, le Chevalier aboyeur, le Courlis corlieu et le Chevalier gambette.

Notons cependant que les corrélations les plus marquées sont celles qui lient la répartition des limicoles avec les distributions du macrobenthos qui peuple les tranches supérieures des vasières (entre 0 et 5 cm de profondeur). Ce compartiment contient, en effet, la fraction des proies accessibles et réellement exploitables par la plupart de ces oiseaux (Triplet, 2012 ; Luczak *et al.*, 2013).

Nous remarquons par ailleurs, que les biomasse du benthos des zones humides, situées au sud de la Méditerranée notamment au niveau de Merja Zerga, et du Banc d'Arguin (Mauritanie) sont généralement inférieures à celles enregistrées au niveau des habitats intertidaux de la baie de Cadix (Espagne), de la baie de Somme (France) et de la mer de Wadden (Pays-Bas) (Scheiffarth & Nehls, 1997 ; Sueur *et al.*, 2003 , Masero *et al.*, 1999). Paradoxalement ces zones humides sud-méditerranéennes accueillent régulièrement un important contingent de limicoles qui empruntent la voie de migration Est-Atlantique (Qninba *et al.*, 1999 ; Dakki *et al.*, 2001 ; Delany *et al.*, 2009). Cette forte attractivité des sites situés au sud de la voie de migration Est-Atlantique, malgré leur faible biomasse, s'explique, en partie, par le fait que la majeure partie de la macrofaune benthique est concentrée dans les premiers centimètres du sédiment ce qui la rend plus accessible et rentable pour les oiseaux. Rappelons qu'au niveau de Merja Zerga plus de 3/4 de la macrofaune benthique se trouvent concentrées dans les premiers centimètres des sédiments (Touhami *et al.*, 2017a), ce qui constitue une attraction majeure pour le grand nombre de limicoles.

D'autres corrélations significatives ont été mises en évidence, au niveau des vasières de Merja Zerga, notamment entre la distribution spécifique de la macrofaune benthique et les répartitions des profils d'abondances des différentes espèces de limicoles. Ainsi, on a démontré statistiquement que la distribution des densités du gastéropode *Peringia ulvae*, du bivalve *Scrobicularia plana*, des 2 polychètes *Heteromastus filiformis* et *Hediste diversicolor* et du crustacé *Cyathura carinata* sont fortement corrélées avec les répartitions de la plupart des espèces de limicoles notamment le Grand gravelot, le Gravelot à collier interrompu, le Bécasseau variable, le Bécasseau minute, le Bécasseau sanderling, le Pluvier argenté, le Chevalier gambette

La présence et la disponibilité des proies constituent, certes, des éléments clés dans la répartition spatiale des limicoles au sein d'un site. Cependant plusieurs facteurs biotiques et abiotiques peuvent également influencer cette distribution, tels que la compétition inter- et/ou intra-spécifique, la prédation, la nature et la granulométrie des sédiments, le degré d'émersion, la proximité des zones de repos et la présence ou non d'évènements susceptibles d'occasionner un dérangement, etc. (Myers *et al.*, 1980 ; Grant, 1984 ; Ntiamoa-Baidu *et al.*, 1998 ; Hilton *et al.*, 1999 ; Triplet *et al.*, 1999 ; Goss-Custard *et al.*, 2002 ; Lank & Ydenberg, 2003 ; van Gils *et al.*, 2006 ; Dias *et al.*, 2006 ; Philippe *et al.*, 2016).

Cette étude a permis de coupler les données de la macrofaune benthique à la répartition des limicoles. Cependant, ceci ne signifie pas obligatoirement une consommation de ces invertébrés par ces oiseaux. Des études complémentaires du régime alimentaire de ces derniers s'avèrent nécessaires pour valider ces relations, notamment soit par des analyses des isotopes stables ou par le barcoding environnemental que notre laboratoire est entrain de développer au sein de la nouvelle plateforme de génétique.

CHAPITRE 7

COMPORTEMENT ET STRATEGIES ALIMENTAIRES DES LIMICOLES HIVERNANTS A MERJA ZERGA

I. INTRODUCTION

La majorité des oiseaux de rivage ont tendance à se rassembler en grand nombre dans les zones humides côtières pendant la saison de non reproduction, où ils se nourrissent activement de la macrofaune benthique. En effet, l'alimentation semble être l'activité la plus importante de ces oiseaux en particulier pendant la migration et l'hivernage. Périodes durant lesquelles les besoins énergétiques quotidiens de ces oiseaux sont très élevés et probablement les plus élevés de tous les oiseaux (Piersma, 2002 ; Rogers *et al.*, 2006).

Pendant ces périodes, les oiseaux doivent, non seulement, récupérer l'énergie perdue durant leur voyage, mais également d'en stocker davantage afin d'assurer le coût énergétique nécessaire à leur parcours de retour. Par conséquent, la capacité d'accueil de ces oiseaux sur leurs zones d'hivernage et de passages migratoires, dépend avant tout de la diversité des habitats et de leur richesse en macrofaune benthique (Piersma, 2012).

La capacité d'accueil des oiseaux dans ces milieux dépend également de leur capacité à exploiter différemment les habitats et à profiter ainsi d'un large éventail de ressources trophiques. Cette capacité à partager les ressources disponibles dépend

largement de leur diversité morphologique et comportementale. Par exemple, la taille et la forme du bec et la longueur des pattes influent sur le régime alimentaire et le comportement des oiseaux, et déterminent également le choix des zones d'alimentation (Harrington, 1982 ; Lifjeld, 1984 ; Gerritsen & Sevenster, 1985 ; Nebel, 2005 ; Kohler *et al.*, 2009 ; Nebel & Thompson, 2011 ; Bocher *et al.*, 2014 ; Duijns *et al.*, 2014, 2015).

Ces oiseaux adoptent généralement plusieurs stratégies pour exploiter les habitats d'alimentation, qui varient selon leur morphologie, âge, compétences individuelles, ainsi que la disponibilité et l'accessibilité des proies. Ainsi, certaines espèces utilisent des techniques visuelles et superficielles pour capturer les proies, tandis que d'autres sondent profondément dans les sédiments et d'autres adoptent une stratégie d'alimentation mixte intégrant ces deux techniques (Turpie, 1994 ; Barbosa & Moreno, 1999 ; Thomas *et al.*, 2006 ; Dias *et al.*, 2009 ; Lourenço *et al.*, 2015).

La connaissance de la façon dont les oiseaux utilisent les habitats est un élément clé dans la planification des mesures de gestion et de conservation. Le déclin mondial de ces espèces attise la nécessité d'une meilleure compréhension de leur comportement et de leur écologie alimentaire dans tout le réseau des zones humides dispersées le long des deux hémisphères Nord et Sud (Stroud *et al.*, 2006). Cependant, ce type de données manque généralement dans les zones humides de la voie de migration Est-Atlantique situées en Afrique de l'Ouest, contrairement à la richesse des données des zones humides européennes de cette même voie migratoire (Lourenço *et al.*, 2015). Pratiquement, il n'existe aucune information publiée sur le comportement alimentaire des limicoles à Merja Zerga ou au Maroc en général.

L'objectif de ce chapitre est donc d'étudier le comportement et les stratégies alimentaires des oiseaux de rivage hivernants à Merja Zerga au moyen d'une étude comparative de quinze espèces les plus régulières et les plus abondantes durant la période d'étude. Cette étude fournit pour la première fois des connaissances détaillées sur l'utilisation des zones d'alimentation par les limicoles fréquentant cette zone humide, qui figure parmi les sites clés de la voie de migration Est-Atlantique.

II. MATERIELS ET METHODES

Collecte des données - Observation des oiseaux

Quinze espèces de limicoles, les plus fréquemment rencontrées durant la période d'étude (Hiver 2014-2015) ont été choisies pour l'étude du comportement alimentaire. Dix espèces de la famille de Scolopacidae : le Bécasseau sanderling *Calidris alba*, le Bécasseau variable *Calidris alpina*, le Bécasseau maubèche *Calidris canutus*, le Bécasseau minute *Calidris minuta*, le Tournepierre à collier *Arenaria interpres*, la Barge à queue noire *Limosa limosa*, le Courlis cendré *Numenius arquata*, le Courlis corlieu *Numenius phaeopus*, le Chevalier gambette *Tringa totanus* et le Chevalier aboyeur *Tringa nebularia*. Trois espèces de Charadriidae : le Grand Gravelot *Charadrius hiaticula*, le Gravelot à collier interrompu *Charadrius alexandrinus* et le Pluvier argenté *Pluvialis squatarola*. Une espèce Haematopodidae : l'Huîtrier-pie *Haematopus ostralegus* et une espèce Recurvirostridae : l'Avocette élégante *Recurvirostra avosetta*.

Les données relatives au comportement alimentaire et aux déplacements de ces oiseaux ont été obtenues à partir des enregistrements de séquences vidéo sur des individus en pleine activité de nourrissage. Ces enregistrements ont été réalisés par un caméscope numérique (Nikon® COOLPIX P610, Zoom optique 60×) sur une quarantaine d'individus par espèce (soit un total de 600 individus).

L'ensemble des tournages ont été faits à marée basse, période durant laquelle les vasières intertidales sont exondées et facilement accessibles pour toutes les espèces de limicoles. Pour réduire les problèmes de pseudo-réplication, nous avons pris soin de n'échantillonner un individu donné qu'une seule fois. En général, le comportement grégaire des limicoles durant l'alimentation, nous a permis de suivre les mouvements de plusieurs individus à la fois, ce qui réduit davantage l'échantillonnage répété d'un même individu.

Analyse des enregistrements-vidéos

Les enregistrements-vidéos ont été ensuite minutieusement décortiqués et analysés sur un ordinateur en utilisant le lecteur multimédia VLC 2.2.6 (au ralenti). Dans

chaque séquence vidéo et pour chaque oiseau observé, nous avons évalué les paramètres suivants (nombre par minute) :

Nombre de proies capturées : détectable sur les séquences vidéos, soit directement en observant la consommation des proies, soit indirectement en détectant des mouvements de déglutition chez les individus.

Les techniques de capture utilisées : nous avons distingué quatre catégories de techniques. (1) **Picorage** (collecte des proies à la surface du substrat), (2) **Sondage** (pénétration du substrat par plus d'un quart de la longueur du bec), (3) **Rooting** (manipulation d'algues ou de pierres puis capture des proies par picorage) et (4) **Balayage** (mouvements latéraux du bec introduit dans l'eau).

Type de déplacement et de locomotion : nous avons compté (1) le nombre de **pas**, (2) le nombre **d'arrêts** et (3) la linéarité du mouvement, estimée par le nombre de **tours** (changements de direction $> 45^\circ$).

Analyses statistiques

Nous avons utilisé le test de corrélation de Pearson (après une transformation logarithmique des données) pour tester les relations entre les paramètres morphologiques, les techniques de captures et de recherche alimentaires, ainsi que le nombre de proies capturées.

La caractérisation et la comparaison du comportement et des stratégies alimentaires des espèces étudiées ont été réalisées à l'aide d'une analyse en composantes principales (ACP) basée sur la matrice regroupant les paramètres morphologiques et comportementaux de chaque espèce.

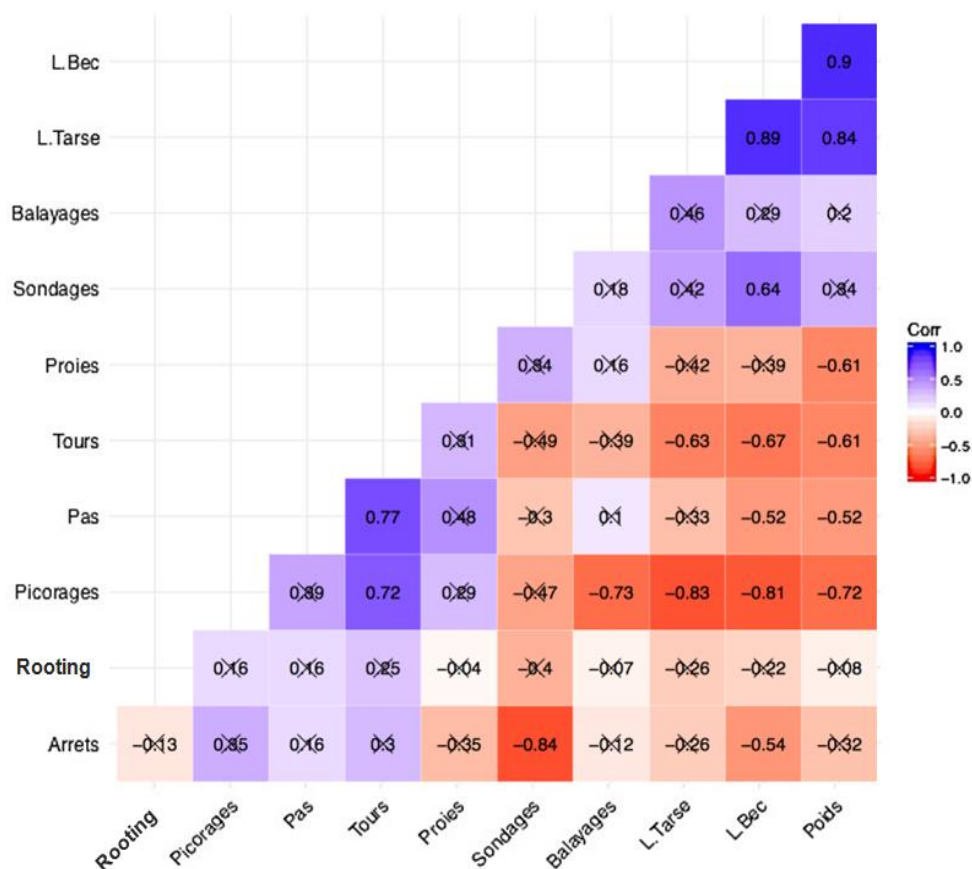
Les données morphologiques des espèces étudiées (longueur du bec, longueur du tarse et masse corporelle) ont été collectées à partir des travaux de Géroutet (1982) et intégrées dans la matrice des données.

III. RESULTATS

Relations entre les caractéristiques comportementales et morphologiques

Les résultats du test de corrélation de Pearson (Tab.17), montrent de fortes corrélations positives et significatives entre les différentes caractéristiques morphologiques : La masse corporelle des oiseaux est positivement corrélée avec la longueur du bec ($r=0.9$; $p<0.05$) et la longueur du tarse ($r=0.84$; $p<0.05$). Ces deux dernières présentent également une corrélation positive très importante ($r=0.89$; $p<0.05$).

Tableau 17 : Résultats du test de corrélation de Pearson entre les variables morphologiques et comportementales et le nombre de proies capturées. Les corrélations varient de -1 (forte corrélation négative) à +1 (forte corrélation positive). Les corrélations non-significatives sont barrées d'un X.



Les résultats montrent également que la technique du sondage est corrélée positivement avec la longueur du bec alors que la technique du picorage est plus utilisée chez les espèces de petite taille ayant des tarses et des becs relativement courts. Le test montre aussi que le nombre de proies capturées est négativement corrélé avec le poids des oiseaux.

Chaque technique d'alimentation se caractérise par un type de déplacement différent lors de la quête alimentaire. Ainsi, le sondage négativement corrélé au nombre d'arrêts, est plus lié à une stratégie de chasse continue. Alors que le picorage est plus lié à un déplacement erratique et sinueux.

Groupements et caractérisation comportementale des limicoles

Les résultats obtenus à partir de l'analyse ACP montrent que les quatre premiers axes factoriels représentent presque 90% de l'information contenue dans les données initiales (Fig.40 et Fig.41).

La projection des variables morphologiques et comportementales dans le cercle de corrélation (Fig.40-a), montre que le premier axe (Dim1) oppose d'un côté la longueur du bec, la masse corporelle, la longueur du tarse et la technique de sondage, et de l'autre côté, le picorage, la tortuosité du mouvement (nombre de tours) et la vitesse de déplacement (nombre de pas). Le deuxième axe (Dim2) montre une forte corrélation positive avec le nombre de proies capturées ($\text{cor}=0.88$; $p<0.05$) et le sondage ($\text{cor}=0.68$, $p<0.05$), et une corrélation négative avec le nombre d'arrêts ($\text{cor}=-0.68$; $p<0.05$).

Ces variables expliquent la distribution des espèces limicoles sur la carte factorielle (Fig.40-b). Ainsi, cinq groupements comportementaux d'espèces ont été identifiés, qui se caractérisent par des stratégies alimentaires différentes :

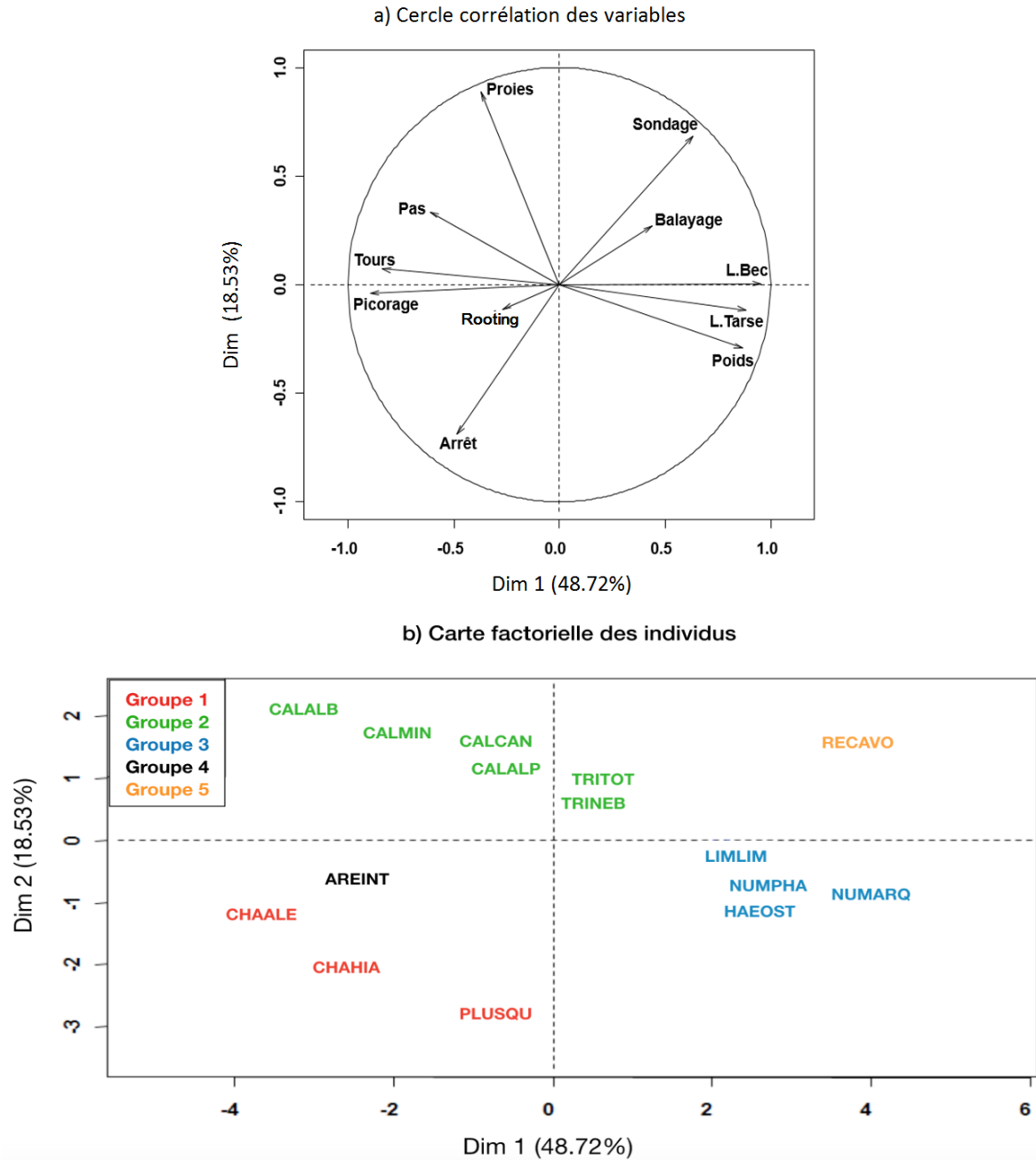


Figure 40 : (a) Cercle de corrélation des variables morphologiques et comportementales (Dim1-Dim2); (b) Distribution des espèces de limicoles dans l'espace factoriel (Dim1-Dim2). CHAALB: *Charadrius alexandrinus*; CHAHIA: *Charadrius hiaticula*; PLUSQU: *Pluvialis squatarola*; AREINT: *Arenaria interpres*; CALALB: *Calidris alba*; CALMIN: *Calidris minuta*; CANCAN: *Calidris canutus*; CALALP: *Calidris alpina*; TRITOT: *Tringa totanus*; TRINEB: *Tringa nebularia*; LIMLIM: *Limosa limosa*; NUMPHA: *Numenius phaeopus*; NUMARQ: *Numenius arquata*; HAEOST: *Haematopus ostralegus*; RECAVO: *Recurvirostra avosetta*.

Groupe 1 : positionné vers le côté négatif de l'axe-Dim1, comprend trois petits limicoles à bec court appartenant à la famille des Charadriidae: *Pluvialis squatarola* (PLUSQU), *Charadrius hiaticula* (CHAHIA) et *Charadrius alexandrinus* (CHAALE). Ces espèces cherchent leurs proies, exclusivement par des picorages superficiels. Leur déplacement est caractérisé par l'alternance de pas très rapides et d'arrêts brusques. Ce comportement leur permet de scanner visuellement la surface du sédiment pour détecter et capturer les proies. Cette stratégie d'alimentation visuelle et intermittente «visual-run-stop strategy», leur procure du plus faible taux de capture de proies.

Groupe 2 : comprend les quatre bécasseaux, *Calidris minuta* CALMIN, *Calidris alba* CALALB, *Calidris alpina* CALALP et *Calidris canutus* CALCAN, ainsi que les deux chevaliers, *Tringa totanus* TRITOT et *Tringa nebularia* TRINEB. Ces espèces adoptent une stratégie alimentaire mixte, ils chassent en utilisant les deux techniques de capture (picorage et sondage). Ils sont très mobiles et actifs, ils collectent leurs proies tout en marchant. En effet, ce groupe contient les deux espèces de limicoles, les plus rapides dans cette étude (CALALB et TRINEB). Leur stratégie de chasse mixte et continue, leur permet d'avoir le taux de capture de proies le plus élevé, qui atteint chez *Calidris canutus*, 65 proies par minute.

Groupe 3 : contient les trois espèces de Scolopacidae, *Numenius arquata* NUMARQ, *Numenius phaeopus* NUMPHA et *Limosa limosa* LIMLIM, ainsi que l'espèce Haematopodidae *Haematopus ostralegus* HAEOST. Ce sont les plus grandes espèces de limicoles, munis des plus longs becs et tarses. Ils adoptent principalement une stratégie d'alimentation tactile (sondage) consistant en l'insertion de leur bec profondément dans les sédiments pour rechercher des proies plus profitables. Cette stratégie les dote d'un type de déplacement plus lent et plus linéaire que les deux premiers groupes.

Les deux derniers groupes (**Groupe 4 et 5**) : comprennent chacun une seule espèce caractérisée par un comportement alimentaire particulier (Fig.41). Le premier est *Arenaria interpres* AREINT, qui recherche sa nourriture continuellement, en manipulant les pierres et les algues puis picore les proies rencontrées. Le second est *Recurvirostra avosetta* RECAVO. Cette espèce chasse ses proies, en balayant continuellement dans l'eau ou les sédiments aqueux.

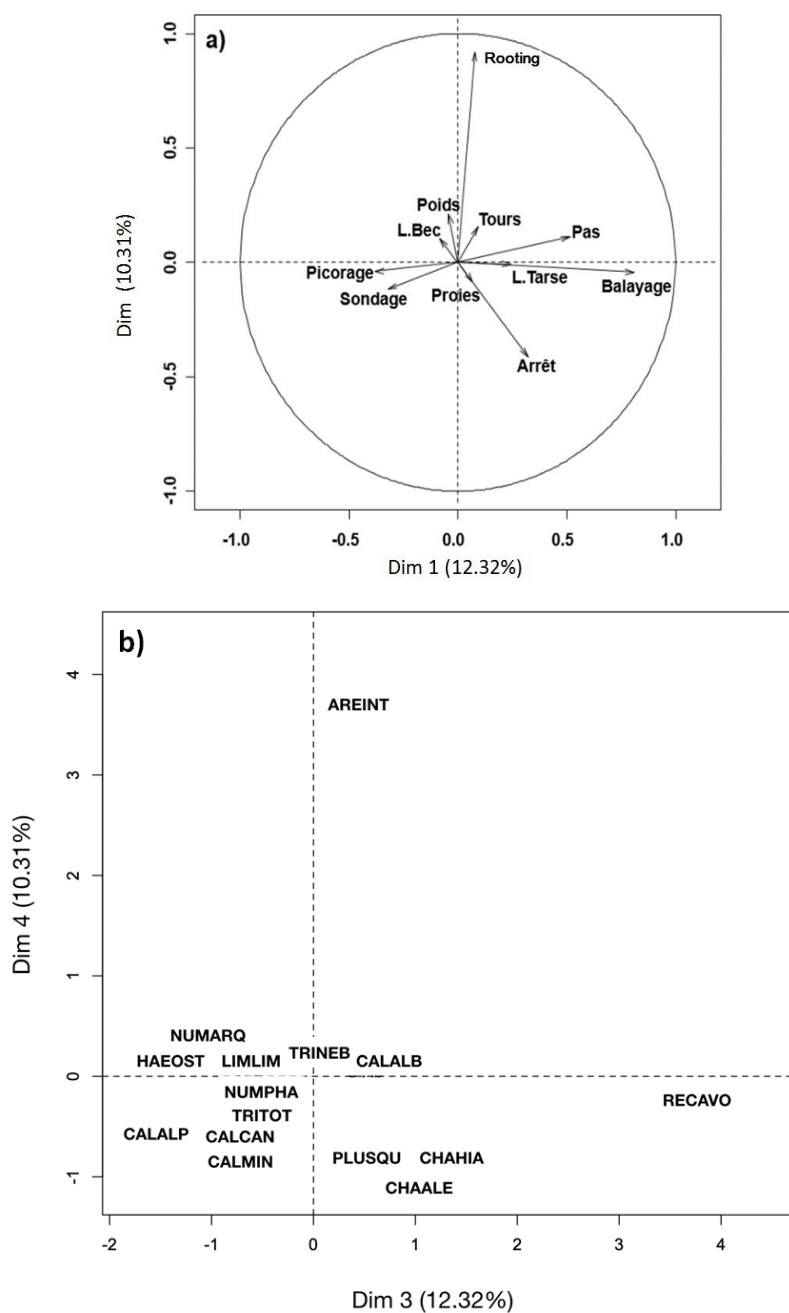


Figure 41 : (a) Cercle de corrélation des variables morphologiques et comportementales (Dim3-Dim4); (b) Distribution des espèces de limicoles dans l'espace factoriel (Dim3-Dim4). Code des espèces de limicoles comme Figure 40.

IV. DISCUSSION

Les résultats présentés dans ce chapitre montrent que les caractéristiques morphologiques influencent largement le comportement alimentaire des oiseaux de rivage hivernants à Merja Zerga. Parmi ces paramètres morphologiques, la longueur

du bec est la plus corrélée avec les techniques d'alimentation. Les espèces à bec court utilisent une stratégie de recherche visuelle (picorage superficiel), tandis que les espèces à bec long favorisent la chasse tactile (sondage). Ces résultats concordent avec ceux obtenus dans des travaux antérieurs, reliant le comportement des oiseaux de rivage aux caractéristiques morphologiques (Baker, 1979 ; Strauch & Abele, 1979 ; Harrington, 1982 ; Swennen *et al.*, 1983 ; Lifjeld, 1984 ; Barbosa & Moreno, 1999 ; Nebel *et al.*, 2005 ; Norazlimi & Ramli, 2015).

Notre étude montre que paradoxalement le nombre de proies capturées est significativement plus important chez les espèces de petite taille. Il semble que les petits oiseaux doivent consacrer plus d'efforts et de temps à l'alimentation pour répondre à leurs besoins énergétiques que les grands oiseaux. Il a été suggéré comme explication à ces constations que les grands oiseaux présentent un taux métabolique par unité de poids corporel relativement plus faible que celui des petits oiseaux. En plus, les oiseaux de grande taille sont dotés de longs becs, qui leur permettent d'atteindre des proies plus grosses et plus profitables qui se trouvent enfouies profondément dans les sédiments (Pienkowski & Evans, 1984 ; Zweers, 1991a,b ; Zwarts & Wanink, 1993 ; Fasola & Biddau, 1997 ; Zweers & Gerritsen, 1997 ; Ntiamo-Baidu *et al.*, 1998).

En effet, nous avons montré au chapitre 5, portant sur la distribution verticale de la macrofaune benthique dans les vasières de Merja Zerga, que les individus avec les tailles et les biomasses, les plus importantes (notamment le polychète *Hediste diversicolor* et le bivalve *Scrobicularia plana*) sont concentrés dans les couches sédimentaires comprises entre à 10 et 15 cm de profondeur (Touhami *et al.*, 2017a).

Les résultats de cette étude aident à mieux comprendre la relation entre l'utilisation des habitats par les limicoles et la distribution - surtout verticale - des proies benthiques. En fait, bien que la plupart des limicoles se nourrissent principalement des macroinvertébrés benthiques qui habitent les différentes couches sédimentaires, seulement une petite fraction des proies peut être consommées par un oiseau (Zwarts & Wanink, 1991,1993). Les proies consommables sont celles qui peuvent être (i) détectées visuellement ou tactilement, et (ii) accessibles, c'est-à-dire à la portée des becs des oiseaux. Ainsi, les oiseaux avec des becs morphologiquement distincts et

utilisant différentes techniques d'alimentation (picorage superficiel ou sondage profond) exploitent différemment les différentes strates des sédiments dans les mêmes vasières, ce qui atténue la compétition interspécifique entre les espèces sur les ressources trophiques communes du site (Michaud & Ferron, 1990 ; Zwarts & Blomert, 1992 ; Fasola & Biddau, 1997 ; Fonseca *et al.*, 2004 ; Bocher *et al.*, 2014 ; Lourenço *et al.*, 2015).

En effet, les quinze espèces étudiées montrent des différences marquées dans leurs stratégies de quête alimentaire dans les habitats intertidaux de Merja Zerga. Les pluviers se caractérisent exclusivement par une stratégie de recherche superficielle-visuelle, alors que les espèces de Scolopacidae montrent un éventail de stratégies plus large (picorage et sondage).

Le comportement de picorage superficiel observé chez les espèces de Calidridae se produit à des vitesses relativement rapides, ce qui laisse supposer, qu'il s'agit d'une méthode de chasse non visuelle. Les becs de ces espèces sont dotés des cellules sensorielles tactiles qui leur permettent de détecter leur proie grâce à une stratégie de chasse tactile (Gerristen *et al.*, 1983 ; Gerristen & Meijboom, 1986 ; Piersma *et al.*, 1995, 1998 ; Barbosa & Moreno, 1999). Les picorages superficiels rapides de ces espèces aident à trouver des endroits appropriés pour sonder, ou d'attraper des proies au hasard si leur densité est importante dans la couche superficielle des sédiments (Pienkowski, 1983). Ce qui est le cas à Merja Zerga, où plus des trois quarts de la macrofaune benthique se trouve dans les cinq premiers centimètres du sédiment, et donc facilement exploitable par les espèces de petite taille (Touhami *et al.*, 2017a).

Les espèces de grande taille (courlis, barges et huitriers-pies), favorisent la technique de sondage pour s'alimenter sur les habitats intertidaux de Merja Zerga. Ce comportement ralentit leurs mouvements, étant donné que ces espèces passent beaucoup de temps à sonder dans les sédiments pour trouver des proies plus profitables. Malgré la prédominance de ce comportement tactile, nous avons également noté pour ces grandes espèces quelques picorages superficiels. Le changement entre les modes d'alimentation permet de maximiser leurs apports en énergie (Zwarts & Esselink, 1989 ; Nebel & Thompson, 2005 ; Kuwae *et al.*, 2010 ; Finn, 2010).

Cette plasticité comportementale observée chez ces oiseaux constitue, en outre, un caractère adaptatif très important, permettant de faire face aux changements environnementaux, à travers ces processus d'adaptation locale (Baker & Baker, 1973 ; Candolin & Wong, 2012).

Les oiseaux de rivage basent leurs décisions alimentaires en fonction d'un compromis entre le gain d'énergie et le coût des efforts déployés (Gerritsen & van Heezik, 1984 ; Mouritsen & Jensen, 1992 ; Durell, 2000 ; Kuwae *et al.*, 2010). Dans cette étude, nous avons trouvé que les caractéristiques morphologiques influencent le comportement alimentaire des oiseaux. Cependant, de nombreux autres facteurs influencent également les décisions alimentaires.

L'un des facteurs les plus importants est la nature du substrat. En effet, la texture du sédiment affecte la facilité avec laquelle les oiseaux peuvent insérer leurs becs, détecter et capturer les proies (Myers *et al.*, 1980 ; Milsom *et al.*, 2002 ; Vanermen *et al.*, 2006). Les oiseaux ont tendance à sonder plus souvent sur des substrats humides et à picorer plus souvent sur des substrats secs (Zwarts & Esselink, 1989 ; Kuwae *et al.*, 2010). Une contrainte d'utilisation du mode d'alimentation préféré, chez les espèces à long bec (les sondeurs), pourrait entraîner une augmentation de la compétition inter-espèces et affaiblir la répartition des ressources, en particulier avec les pluviers, qui se nourrissent exclusivement avec des picorages superficiels. Cela suggère la criticité de la conservation des espaces humides et meubles, telles que les vasières humides, afin d'assurer un espace d'accueil pour toutes les espèces de limicoles avec une réduite compétition inter-spécifique (Kuwae *et al.*, 2010).

En conclusion, cette étude représente la première enquête sur le comportement alimentaire des limicoles hivernants dans la zone d'hivernage la plus importante au Maroc. Ce travail a été basé sur une étude comparative de quinze espèces dont les caractéristiques morphologiques influencent largement leurs stratégies alimentaires. Si les ressources trophiques sont abondantes et ne constituent pas un facteur limitant, la diversité des comportements alimentaires permettent aux espèces d'oiseaux de rivage d'exploiter de différentes manières les habitats intertidaux et les ressources trophiques communes de Merja Zerga, réduisant ainsi la compétition interspécifique.

Ainsi, le maintien et la protection des habitats d'alimentation de haute qualité pour les oiseaux de rivage (en particulier les vasières) sont essentiels car ils fournissent des ressources cruciales qui répondent aux diverses exigences des différentes espèces dans cette zone humide d'importance internationale.

CHAPITRE 8

IMPACT DE LA PREDATION DES LIMICOLES SUR LA MACROFAUNE BENTHIQUE DE MERJA ZERGA : UNE EXPERIENCE D'EXCLUSION

I. INTRODUCTION

La majorité des limicoles sont bien connus d'effectuer des migrations de longue distance, reliant leurs quartiers de reproduction et d'hivernage (van de Kam *et al.*, 2004). En effet, si les zones de reproduction des limicoles sont principalement limitées dans la toundra arctique et d'autres régions de haute latitude, leurs principaux quartiers d'hivernage, où se concentre un important contingent de limicoles, sont constitués des zones humides des hémisphères Nord et Sud qui se dispersent le long des principaux voies migratoires (Delany *et al.*, 2009).

Ces zones humides et plus particulièrement leurs habitats intertidaux, sont essentielles pour ces oiseaux migrants pour satisfaire leurs besoins nutritionnels afin de garantir leur survie et alimenter le coût énergétique nécessaire à leurs parcours migratoires (Kersten & Piersma, 1987 ; Piersma *et al.*, 1993a ; Degré, 2006 ; Aharon-Rotman *et al.*, 2015).

Les limicoles constituent les plus importants consommateurs des communautés benthiques intertidales en raison de leur forte abondance dans les habitats intertidaux, de leurs besoins énergétiques élevés ainsi que l'efficacité de leur agilité à

acquérir ce type de nourriture (Goss-Custard, 1980 ; Baird *et al.*, 1985). Cette prédation intense par les limicoles constitue une pression importante qui peut avoir un effet structurant et critique sur les communautés benthiques des habitats intertidaux (Goss-Custard, 1984 ; Wolff & Michaelis, 2008 ; Ponsero & le Mao, 2011).

La lagune Merja Zerga accueille plus de 50% du nombre total des limicoles hivernant au Maroc (Qninba *et al.*, 2007). Elle constitue ainsi, le plus important site pour les limicoles à l'échelle du pays, elle est également classée parmi les sites clés d'escale pour les oiseaux d'eau du Paléarctique occidental qui utilisent la voie de migration Est-Atlantique (Benhoussa, 2000 ; Dakki *et al.*, 2001, Qninba *et al.*, 2007).

Cependant l'impact de prédation de ces importants contingents de limicoles sur le stock de la macrofaune benthique, de cette zone humide, reste pratiquement inconnu.

Une approche très utilisée pour évaluer l'impact des prédateurs sur les invertébrés benthiques est celle basée sur les résultats des expériences d'exclusion. Cette approche consiste à comparer des parcelles de vasières exposées à la prédation à d'autres parcelles voisines où l'accès aux prédateurs est expérimentalement bloqué par l'utilisation de cages grillagées.

Plusieurs études ont testé cette approche pour fournir des preuves expérimentales de l'impact de la prédation des consommateurs supérieurs sur la composition et la structure des communautés benthiques (Quammen, 1981 ; Raffaelli & Milne, 1987 ; Botto *et al.*, 1998 ; Sewell, 1996 ; Sutherland *et al.*, 2000 ; Hiddink *et al.*, 2002 ; Como *et al.*, 2004 ; Hamer *et al.*, 2006 ; Mendonça *et al.*, 2007 ; Rosa *et al.*, 2008 ; Joulami, 2013).

Dans ce chapitre, nous présentons les résultats de notre expérience d'exclusion effectuée, pour évaluer l'impact de la prédation des limicoles sur les communautés de la macrofaune benthique des habitats intertidaux de la lagune Merja Zerga, ainsi que la signification de ces résultats pour les peuplements benthiques et aviens qui fréquentent le site.

II. MATERIELS ET METHODES

Expérience d'exclusion et échantillonnage

L'expérience d'exclusion a été effectuée durant l'automne-hiver (2014-2015), dans trois stations, préalablement choisies au niveau des vasières intertidales de la lagune (Fig.42). Le choix de l'emplacement de ces stations a été dicté principalement par l'importance de leurs fréquentations par les limicoles, principaux prédateurs de ces macroinvertébrés benthiques.

Les périodes d'échantillonnages ont été choisies de telle sorte qu'elles coïncident avec les périodes d'hivernage et des passages migratoires des limicoles. Ainsi, la macrofaune benthique a été échantillonnée au début de l'expérience (Septembre 2014, avant l'arrivée massive des oiseaux) et à la fin de l'expérience (Mars 2015, après le départ de la plupart des oiseaux vers les zones de reproduction).

Quatre réplicas ont été effectués par station, chaque réplica comprend une zone d'exclusion et une zone témoin, couvrant une superficie de 4 m² chacune. Les parcelles d'exclusion ont été recouvertes par des cages grillagées de 2 m de côté et de 0.5 m de hauteur, avec un vide de maille de 2 x 2 cm (Fig.43). Ces cages ont été solidement fixées à 5 cm de la surface des vasières, par des piquets au quatre coins. Cet espace permet aux prédateurs autres que les limicoles d'accéder à l'intérieur des cages. Les parcelles témoins ont été délimitées en plaçant un piquet dans chaque coin de la zone.

Les parcelles ont été visitées périodiquement pour suivre de près l'évolution de l'expérience et pour entretenir les cages.

A chaque campagne d'échantillonnage, cinq carottes de 12.5 cm de diamètre, ont été effectués sur une profondeur de 20 cm, au centre de chaque cage afin d'éviter les zones influencées par l'effet de bordure. Un prélèvement analogue a été réalisé également dans les zones témoin.

En parallèle, des prélèvements du sédiment ont été effectués pour analyser la granulométrie du substrat et la teneur en matière organique dans les différentes

stations, afin de tester l'effet de la présence des cages sur la composition et la structure des sédiments.

Le traitement des échantillons biologiques et sédimentaires sur le terrain et au laboratoire a été effectué comme décrit précédemment (Chapitre 3).



Figure 42 : Localisation de la zone d'étude dans la lagune Merja Zerga et emplacement des trois stations d'étude, avec leurs 12 parcelles d'exclusion et 12 parcelles témoin. (Images Satellite : ©Google maps).

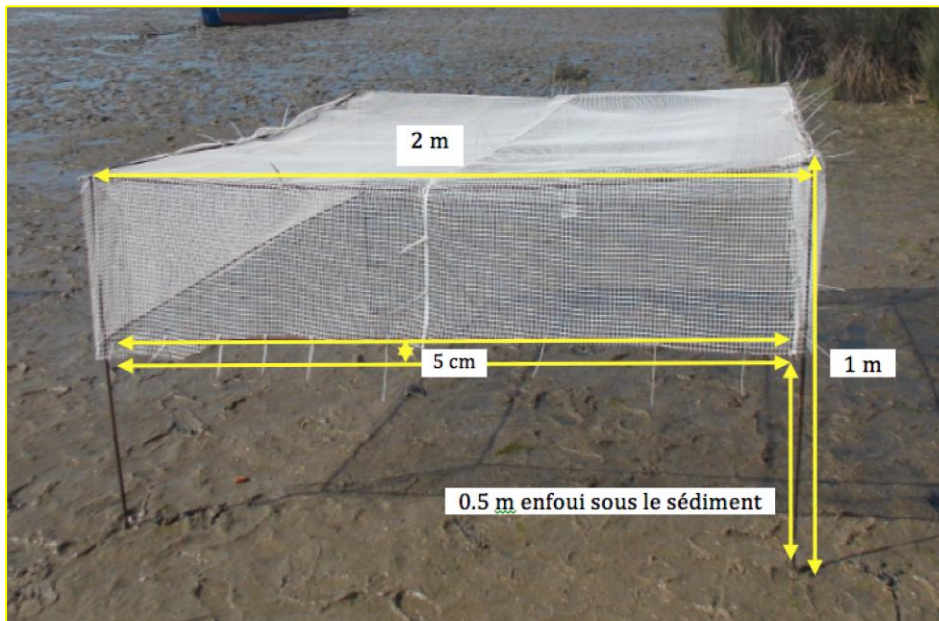


Figure 43 : Un exemple des 12 cages utilisées dans notre expérience d'exclusion.

Abondance des prédateurs pendant la période expérimentale

Au cours de l'expérience, trois recensements mensuels des limicoles (Décembre, Janvier et Février) ont été effectués dans chacune des trois stations d'échantillonnage.

Analyses statistiques

L'évaluation de l'effet de la présence des cages sur la composition et la structure des sédiments pendant la période d'étude, a été réalisée par un modèle linéaire généralisé (**GLM - Generalized linear model**), qui compare les variations des paramètres abiotiques (teneur en matière organique et granulométrie du substrat) entre le début et la fin de l'expérience dans les différentes parcelles d'exclusion au niveau des trois stations d'étude.

Pour tester les différences des données benthiques entre les traitements, stations et périodes d'échantillonnage, nous avons appliqué un **modèle linéaire généralisé** sur les données de biomasses et de densités, après une transformation logarithmique des données de densités. Pour réaliser cette analyse, nous avons pris en considération les trois facteurs suivants :

(1) **Traitement** : facteur fixe de deux niveaux, codant soit pour les parcelles d'exclusion ou les parcelles témoin.

(2) **Station** : facteur fixe de trois niveaux : station 1, station 2 et station 3.

(3) **Temps** : facteur fixe de deux niveaux, codant pour la période d'échantillonnage : début ou fin de l'expérience.

Dans un premier temps, nous avons testé les variations de la densité et de la biomasse globales de la macrofaune benthique, entre les différentes parcelles (exclusion et témoin), au début et à la fin de l'expérience dans les trois stations, ainsi que les interactions entre ces trois facteurs (Traitement x Temps x Station). L'effet de la prédation des limicoles est donné par l'interaction (Temps (Début/Fin) x Traitement (Exclusion/Témoin)).

Deuxièmement, nous avons testé les différences de densités et de biomasses des principales espèces benthiques, en utilisant le même modèle linéaire généralisé avec l'interaction complète (Traitement x Temps x Station).

III. RESULTATS

III.1. Analyse sédimentaire - effet de cage

Les résultats des analyses statistiques ne montrent aucun changement significatif dans la composition granulométrique des sédiments entre le début et la fin de l'expérience dans les parcelles d'exclusion des trois stations d'étude (Tab.18 - Pélites : $F=0.46$, $p=0.64$; Sables fins : $F=0.34$, $p=0.71$; Sables grossiers : $F=0.53$, $p=0.60$). La teneur en matière organique n'a pas été également affectée par la présence des cages ($F=3.09$, $p=0.08$). Ceci suggère que la présence des cages n'a pas modifié ni la structure ni la composition des sédiments durant toute l'expérience d'exclusion.

La variation significative détectée à partir de ces analyses est liée uniquement à la différence spatiale entre les trois stations d'échantillonnage, en raison des différences mésologiques de ces stations (Tab.18 et Fig.44).

Tableau 18 : Résultats de l'analyse GLM (modèle linéaire généralisé), testant les différences de taux de pélites, sables fins, sables grossiers et la teneur en matière organique entre le début et la fin de l'expérience dans les parcelles d'exclusion des trois stations d'échantillonnage (S1, S2 et S3). Différence significative à $p < 0.05$. ddl : Degré de liberté ; ddl Rés. : Degré de liberté résiduel ; Déviance Rés. : Déviance résiduelle.

	ddl	Déviance	ddl Rés.	Déviance Rés.	F	<i>p</i>
Pélites						
Station	2	11 393.3	15	222.2	331.37	0.000
Temps	1	0.0	14	222.2	0.0001	0.99
Temps x station	2	15.9	12	206.3	0.46	0.64
Sables fins						
Station	2	9 592.2	15	122.8	498.17	0.000
Temps	1	0.6	14	122.1	0.06	0.79
Temps x station	2	6.6	12	115.5	0.34	0.71
Sables grossiers						
Station	2	7.0	15	31.6	16.23	0.000
Temps	1	0.6	14	31.0	0.24	0.62
Temps x station	2	2.5	12	28.5	0.53	0.60
Matière organique						
Station	2	74.4	15	2.14	346.35	0.000
Temps	1	0.2	14	1.95	1.76	0.20
Temps x station	2	0.7	12	1.28	3.09	0.08

III.2. Effet de la prédation des limicoles sur la macrofaune benthique

Au total, 35 espèces benthiques ont été identifiées dans les trois stations d'échantillonnage (Tab.19, Tab.20).

En termes de densité, les mollusques dominent la macrofaune benthique (> 82%), suivis des polychètes (> 13%) et des crustacés (3.6%). En termes de biomasse, les mollusques dominent aussi la composition faunistique (79%), suivis des crustacés (> 11%) et des polychètes (9.3%). Le reste des espèces identifiées représente une densité et une biomasse de moins de 0.4% et 0.2%, respectivement. Ces résultats confortent et appuient nos résultats tirés de l'étude sur la répartition spatiale de la macrofaune que nous avons présentés au Chapitre 3.

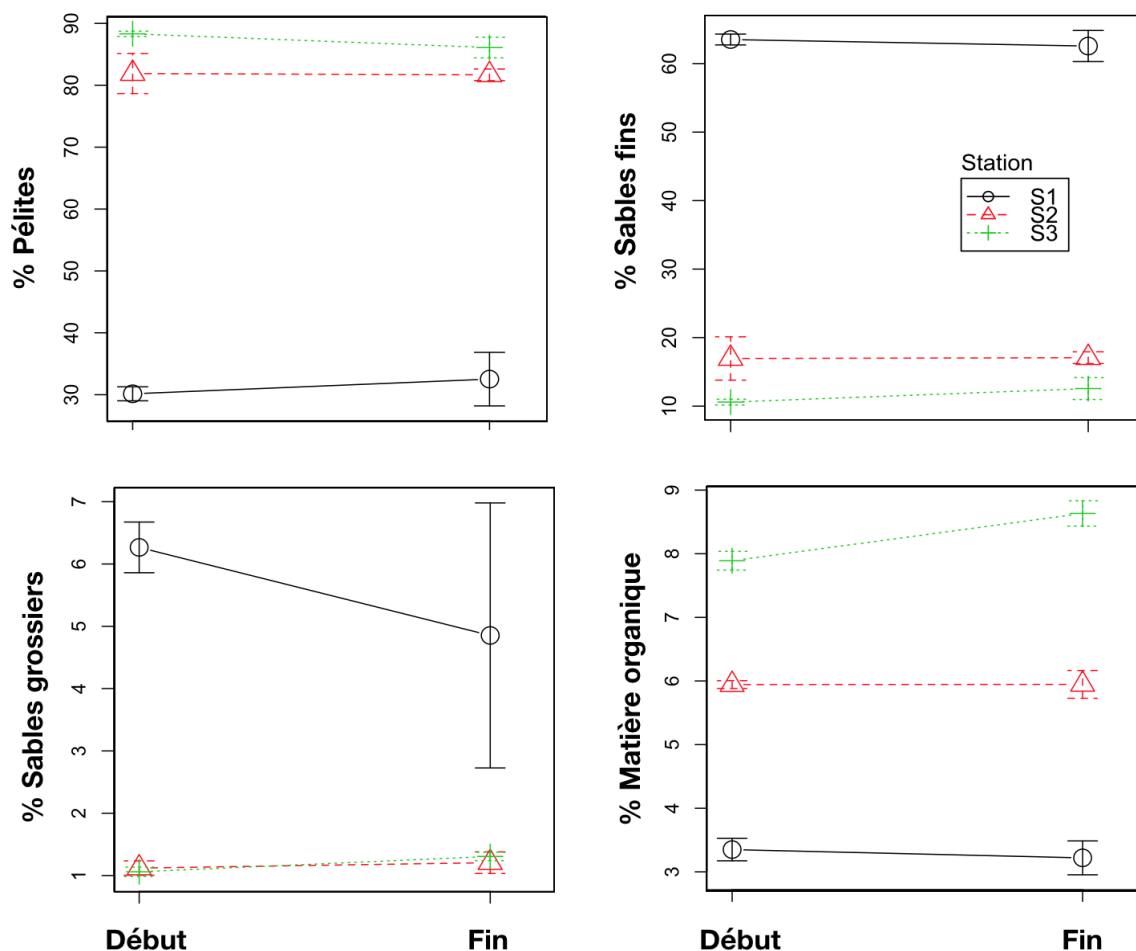


Figure 44 : Composition granulométrique (taux de pérites, sables fins et sables grossiers) et teneur en matière organique dans les trois stations d'échantillonnage (S1, S2 et S3) dans les parcelles d'exclusion au début et à la fin de l'expérience.

Les représentations graphiques (Fig.45) présentent un aperçu sur la variation des densités et des biomasses globales entre les parcelles d'exclusion et leurs parcelles témoin adjacentes entre le début et la fin de l'expérience dans les trois stations d'échantillonnage.

Les résultats des analyses statistiques appliquées sur les données globales de biomasses et de densités des différents échantillons prélevés lors des 2 campagnes d'échantillonnage du mois de Septembre et de Mars, ne montrent aucune différence significative de ces deux paramètres entre les échantillons prélevée au début et à la fin de l'expérience (Tab.21).

De même, la structure des peuplements benthiques des zones d'exclusion protégées de la prédation par des cages, sont similaires à celles des communautés benthiques des parcelles témoin accessibles aux oiseaux pendant la période d'étude dans les trois stations (Tab.21- GLM appliqués aux données benthiques globales ; Traitement x Temps x Station : Densité : $F=0.01$, $p=0.98$; Biomasse : $F=0.14$, $p=0.86$). Ceci montre que, malgré le nombre impressionnant des limicoles qui utilisent constamment ces macroinvertébrés benthiques comme ressources trophiques, leur impact sur leur structure reste minime et imperceptible.

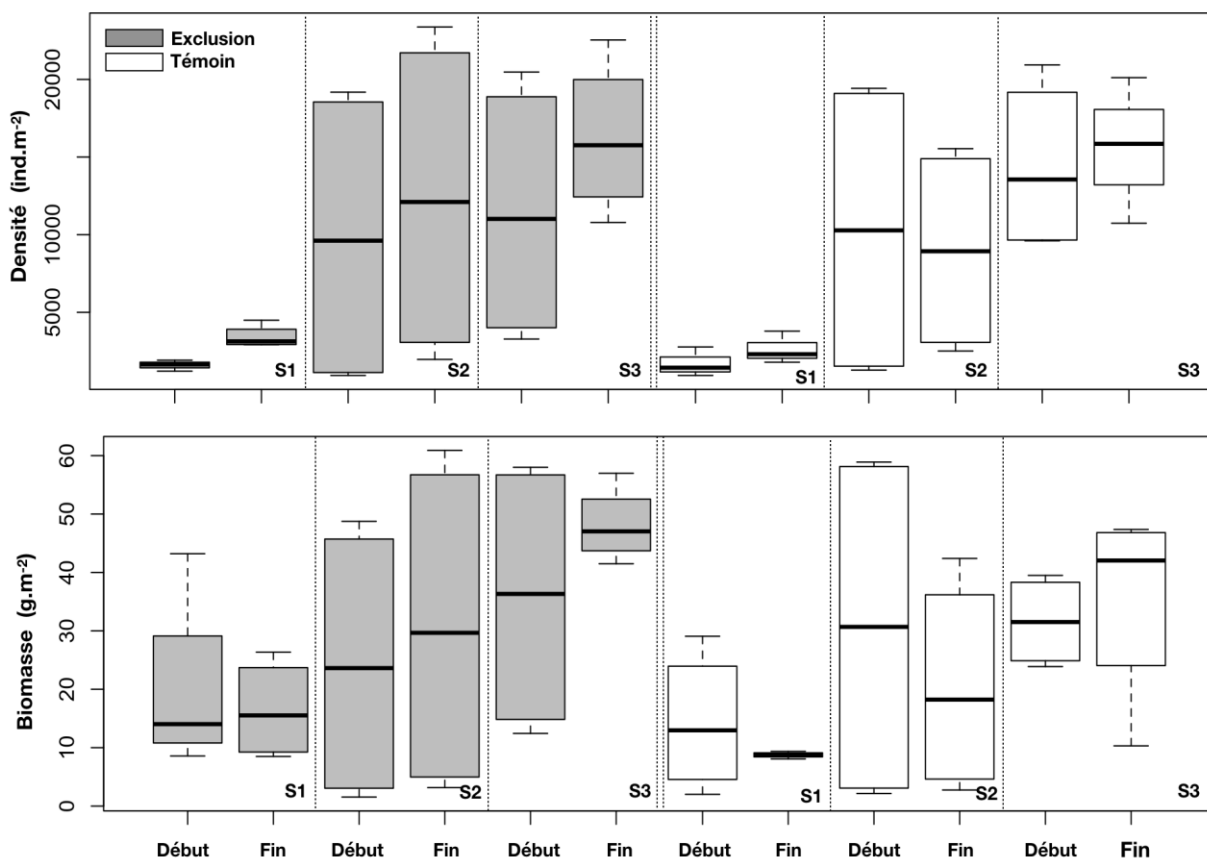


Figure 45 : Variation de la densité et de la biomasse globales des proies benthiques entre les différents traitements (exclusion et témoin), périodes d'échantillonnage (Septembre (début) et Mars (fin)) et les trois stations d'échantillonnage (S1, S2 et S3).

Tableau 19 : Densités moyennes (4 réplicas) dans les trois stations d'étude, avant (début) et après (fin) l'expérience d'exclusion.

Densité (ind/m ²)	Témoin (Début)			Témoin (Fin)			Exclusion (Début)			Exclusion (Fin)		
	S1	S2	S3	S1	S2	S3	S1	S2	S3	S1	S2	S3
Mollusques												
<i>Abra alba</i>	0.00	8.33	16.67	0.00	0.00	0.00	0.00	12.50	12.50	0.00	0.00	0.00
<i>Abra tenuis</i>	20.83	104.17	12.50	0.00	8.33	8.33	0.00	58.33	45.83	20.83	0.00	16.67
<i>Aplysia fasciata</i>	4.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Bittium reticulatum</i>	8.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4.17	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Cerastoderma edule</i>	8.33	8.33	4.17	0.00	4.17	0.00	16.67	0.00	0.00	4.17	8.33	0.00
<i>Haminoea navicula</i>	16.67	20.83	12.50	0.00	0.00	0.00	12.50	20.83	4.17	0.00	0.00	0.00
<i>Peringia ulvae</i>	45.83	9108.33	12958.33	29.17	7091.6	13570.8	120.8	8900.0	9945.83	45.83	10158.33	12695.83
<i>Ruditapes decussatus</i>	4.17	0.00	8.33	0.00	8.33	12.50	8.33	4.17	16.67	4.17	4.17	4.17
<i>Scrobicularia plana</i>	312.50	695.83	654.17	583.33	395.83	662.50	254.1	354.17	641.67	383.33	450.00	820.83
<i>Tritia pfeifferi</i>	0.00	4.17	0.00	0.00	8.33	0.00	0.00	16.67	16.67	0.00	0.00	0.00
<i>Venerupis corrugata</i>	0.00	0.00	0.00	4.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Polychètes												
<i>Aricidea sp.</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	50.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	91.67
<i>Capitella capitata</i>	4.17	0.00	0.00	12.50	0.00	0.00	0.00	0.00	12.50	20.83	0.00	37.50
<i>Diodora sp.</i>	0.00	4.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Glycera tridactyla</i>	0.00	0.00	4.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Hediste diversicolor</i>	420.83	150.00	387.50	1200.0	754.17	1137.50	466.6	66.67	320.83	2216.67	1091.67	2066.67
<i>Heteromastus filiformis</i>	116.67	129.17	383.33	408.33	566.67	191.67	208.33	254.17	345.83	433.33	566.67	279.17
<i>Streblospio shrubsolii</i>	0.00	0.00	0.00	4.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	37.50
Crustacés												
<i>Brachyura und.</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4.17	0.00	0.00
<i>Carcinus maenas</i>	20.83	29.17	25.00	0.00	4.17	8.33	12.50	16.67	8.33	16.67	4.17	33.33
<i>Corophium sp.</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	41.67	0.00	0.00	0.00
<i>Cyathura carinata</i>	679.17	162.50	150.00	337.50	216.67	204.17	483.3	133.33	125.00	295.83	187.50	320.83
<i>Idotea chelipes</i>	0.00	16.67	4.17	0.00	29.17	0.00	0.00	20.83	12.50	0.00	50.00	0.00
<i>Lekanesphaera rugicauda</i>	0.00	4.17	25.00	4.17	33.33	25.00	0.00	4.17	0.00	0.00	62.50	16.67
<i>Lekanesphaera serratus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	8.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Melita palmata</i>	0.00	12.50	4.17	4.17	4.17	12.50	4.17	0.00	37.50	12.50	4.17	4.17
<i>Palaemon serratus</i>	4.17	0.00	4.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	16.67	0.00	0.00
<i>Uca tangeri</i>	0.00	4.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Upogebia pusilla</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Larves d'insectes												
<i>Chironomidae</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	25.00	0.00	41.67	0.00	0.00	8.33
<i>dolichopodidae</i>	4.17	4.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	12.50	0.00	0.00	0.00	33.33
<i>Syrphidae</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	8.33	0.00	0.00	0.00	0.00	4.17
<i>Tabanidae</i>	0.00	20.83	0.00	0.00	0.00	0.00	8.33	120.83	0.00	0.00	0.00	0.00
Nemertea												
<i>Nemertea und.</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	4.17	8.33	0.00	0.00	0.00	0.00	8.33	12.50
Poissons												
<i>Pomatoschistus microps</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	8.33	0.00	0.00	0.00

Tableau 20 : Biomasses moyennes dans les trois stations d'étude, avant (début) et après (fin) l'expérience d'exclusion.

Biomasse (g/m2)	Témoïn (Début)			Témoïn (Fin)			Exclusion (Début)			Exclusion (Fin)		
	S1	S2	S3	S1	S2	S3	S1	S2	S3	S1	S2	S3
Mollusques												
<i>Abra alba</i>	0.0000	0.0288	0.1018	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0655	0.0463	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Abra tenuis</i>	0.0115	0.4143	0.0188	0.0000	0.0083	0.0113	0.0000	0.1563	0.0760	0.0618	0.0000	0.0070
<i>Aplysia fasciata</i>	4.1025	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Cerastoderma edule</i>	0.0450	0.1343	0.0028	0.0000	0.0138	0.0000	0.1550	0.0000	0.0000	0.0663	0.0480	0.0000
<i>Bittium reticulatum</i>	0.0233	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0233	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Haminoea navicula</i>	0.0638	0.0818	0.0380	0.0000	0.0000	0.0000	0.0270	0.0793	0.0163	0.0000	0.0000	0.0000
<i>peringia ulvae</i>	0.0570	9.5753	16.6388	0.0385	7.8023	16.4700	0.1158	8.4840	11.4268	0.0448	10.936	16.3703
<i>Ruditapes decussatus</i>	0.1505	0.0000	0.3745	0.0000	0.4868	0.5418	0.0903	0.2370	1.2445	0.0383	0.3763	0.1418
<i>Scrobicularia plana</i>	7.2123	11.2925	9.7725	6.6330	9.5138	15.1370	7.7743	12.346	18.4138	7.5890	16.161	20.7133
<i>Tritia pfeifferi</i>	0.0000	0.1113	0.0000	0.0000	0.2320	0.0000	0.0000	0.5380	0.5895	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Venerupis corrugata</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0138	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
Polychètes												
<i>Aricidea sp.</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0020	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0095
<i>Capitella capitata</i>	0.0025	0.0000	0.0000	0.0100	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0113	0.0070	0.0000	0.0113
<i>Diodora sp.</i>	0.0000	0.0318	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Glycera tridactyla</i>	0.0000	0.0000	0.0025	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Hediste diversicolor</i>	1.9360	2.1978	3.7470	0.8818	1.0625	1.0050	3.1830	0.8255	3.1815	1.5445	2.1050	2.1775
<i>Heteromastus filiformis</i>	0.1208	0.2105	0.4610	0.7608	0.9285	0.3273	0.1750	0.3105	0.3645	0.7325	0.8075	0.4368
<i>Streblospio shrubsolii</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0050	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0030
Crustacés												
<i>Brachyura und.</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	2.1830	0.0000	0.0000
<i>Carcinus maenas</i>	0.1238	0.5660	0.2158	0.0000	0.0968	1.7025	7.9445	0.9030	0.0445	3.4563	0.1558	7.8608
<i>Corophium sp.</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0218	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Cyathura carinata</i>	0.3790	0.1330	0.1430	0.4195	0.1978	0.1708	0.3500	0.3055	0.1440	0.3375	0.1658	0.3008
<i>Idotea chelipes</i>	0.0000	0.0275	0.0055	0.0000	0.0243	0.0000	0.0000	0.0460	0.0263	0.0000	0.0298	0.0000
<i>L. rugicauda</i>	0.0000	0.0028	0.0413	0.0050	0.0200	0.0383	0.0000	0.0050	0.0000	0.0000	0.0383	0.0220
<i>L. serratus</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0113	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Melita palmata</i>	0.0000	0.0183	0.0138	0.0025	0.0043	0.0093	0.0055	0.0000	0.0450	0.0043	0.0075	0.0200
<i>Palaemon serratus</i>	0.0230	0.0000	0.0220	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.4105	0.0000	0.0000
<i>Uca tangeri</i>	0.0000	5.7638	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
<i>Upogebia pusilla</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.1088	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
Larves d'insectes												
<i>Chironomidae</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0078	0.0000	0.0218	0.0000	0.0000	0.0188
<i>dolichopodidae</i>	0.0058	0.0005	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0200	0.0000	0.0000	0.0000	0.0155
<i>Syrphidae</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0250	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0015
<i>Tabanidae</i>	0.0000	0.0130	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0018	0.0403	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
Nemertea												
<i>Nemertea und.</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0108	0.0133	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0170	0.0238
Poissons												
<i>P. microps</i>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0988	0.0000	0.0000	0.0000

Tableau 21 : Résultats des analyses issus du modèle linéaire généralisé (GLM), testant les différences de biomasse et de densité entre les stations (S1, S2 et S3), temps d'échantillonnage (Début, Fin) et traitements (zones d'exclusion et zones témoin) ainsi que les interactions entre ces trois facteurs. Différence significative à $p < 0.05$.

	ddl	Déviance	ddl Rés.	Dévi. Rés.	F	<i>p</i>
Biomasse						
Station	2	4184.9	45	14254	5.76	0.006**
Temps	1	4.1	44	14250	0.01	0.91
Traitement	1	397.0	43	13853	1.09	0.30
Station x Temps	2	353.0	41	13500	0.48	0.61
Station x Traitement	2	85.3	39	13415	0.11	0.88
Temps x Traitement	1	246.3	38	13168	0.67	0.41
Station x Temps x Traitement	2	108.0	36	13060	0.14	0.86
Densité						
Station	2	4.99	45	5.56	18.23	0.000***
Temps	1	0.46	44	5.09	3.36	0.07
Traitement	1	0.0004	43	5.09	0.002	0.95
Station x Temps	2	0.03	41	5.06	0.10	0.89
Station x Traitement	2	0.05	39	5.00	0.21	0.80
Temps x Traitement	1	0.07	38	4.93	0.54	0.46
Station x Temps x Traitement	2	0.004	36	4.93	0.01	0.98

Cependant, une variation significative a été détectée entre les trois stations (Tab.21), ce qui rejoint les résultats des paramètres sédimentaires (Tab.18). Cette différence est due à un gradient spatial, résultant de la variation des paramètres environnementaux entre les trois stations.

Malgré le fait que nous avons identifié 35 espèces benthiques, la macrofaune benthique collectée dans cette expérience est constituée principalement par cinq espèces dominantes (le gastéropode *Peringia ulvae*, les deux polychètes *Hediste diversicolor* et *Heteromastus filiformis*, le bivalve *Scrobicularia plana* et l'isopode *Cyathura carinata*), qui totalisent plus de 98% et 86% de la densité et la biomasse totales, respectivement.

La comparaison de la densité et de la biomasse moyennes des principales espèces de la macrofaune benthique des zones d'exclusion et de leurs parcelles témoin, ne montre aucune différence significative entre le début et la fin de l'expérience dans les trois stations d'étude (Tab.22). Ceci suggère qu'il n'y avait pas de différence significative entre les parcelles d'exclusion protégées de la prédation et les parcelles

témoins accessibles aux limicoles durant la période de cette expérience suite à un effet de prédation dans toutes les stations étudiées.

La variation la plus importante (et statistiquement significative) que nous avons détectée dans cette étude est celle de deux polychètes *Hediste diversicolor* et *Heteromastus filiformis*, entre le début et la fin de l'expérience. En effet, la densité du polychète *Hediste diversicolor* a augmenté d'une manière hautement significative aussi bien au niveau des zones d'exclusion qu'au niveau de leurs zones témoin adjacentes dans toutes les stations (Tab.22, Fig.46). Cette croissance significative de l'effectif de cette espèce s'explique par un important recrutement vers la fin de l'expérience. La biomasse du polychète *Heteromastus filiformis* a aussi enregistré une augmentation significative à la fin de l'expérience à la fois dans les traitements à cages et les traitements sans cages. Ce qui laisse supposer que les variations de ces deux polychètes, sont liées au cycle biologique saisonnier de l'espèce plutôt qu'à une action de la prédation.

Tableau 22 : Résultats des analyses du modèle linéaire général appliqué aux données de densités et biomasses moyennes des principales espèces benthiques. Les différences ont été testées entre les traitements (zones d'exclusion et zones témoin), les deux périodes d'échantillonnage (début et fin de l'expérience) et les trois stations d'étude (S1, S2 et S3) ainsi que les interactions entre ces trois facteurs.

	<i>P. ulvae</i>		<i>H. diversicolor</i>		<i>S. plana</i>		<i>H. filiformis</i>		<i>C. carinata</i>	
	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
Biomasse										
Station	18.39	0.000	1.52	0.23	2.47	0.09	0.73	0.48	8.60	0.000
Temps	0.18	0.66	5.08	0.03	0.21	0.64	11.4	0.001	0.32	0.57
Traitement	0.06	0.79	0.61	0.43	1.48	0.23	0.00	0.97	0.44	0.50
Station x Temps	0.13	0.87	1.55	0.22	0.14	0.86	3.34	0.04	0.88	0.42
Station x Traitement	0.28	0.75	0.48	0.61	0.32	0.72	0.003	0.99	1.05	0.36
Temps x Traitement	0.56	0.45	1.63	0.20	0.02	0.88	0.01	0.88	0.28	0.59
Station x Temps x Traitement	0.15	0.86	0.95	0.39	0.15	0.85	0.29	0.74	1.44	0.24
Densité										
Station	34.72	0.000	4.65	0.01	6.87	0.002	1.14	0.33	2.53	0.09
Temps	0.0009	0.97	12.03	0.001	0.04	0.83	0.74	0.39	1.29	0.26
Traitement	0.69	0.40	0.31	0.57	1.63	0.20	0.04	0.82	0.63	0.43
Station x Temps	0.03	0.97	1.51	0.23	0.22	0.80	5.75	0.006	2.01	0.14
Station x Traitement	1.04	0.36	1.34	0.27	1.46	0.24	0.19	0.82	1.23	0.30
Temps x Traitement	0.55	0.46	2.71	0.10	0.18	0.67	0.10	0.74	0.46	0.49
Station x Temps x Traitement	0.81	0.44	1.05	0.35	0.16	0.84	0.15	0.85	0.59	0.55

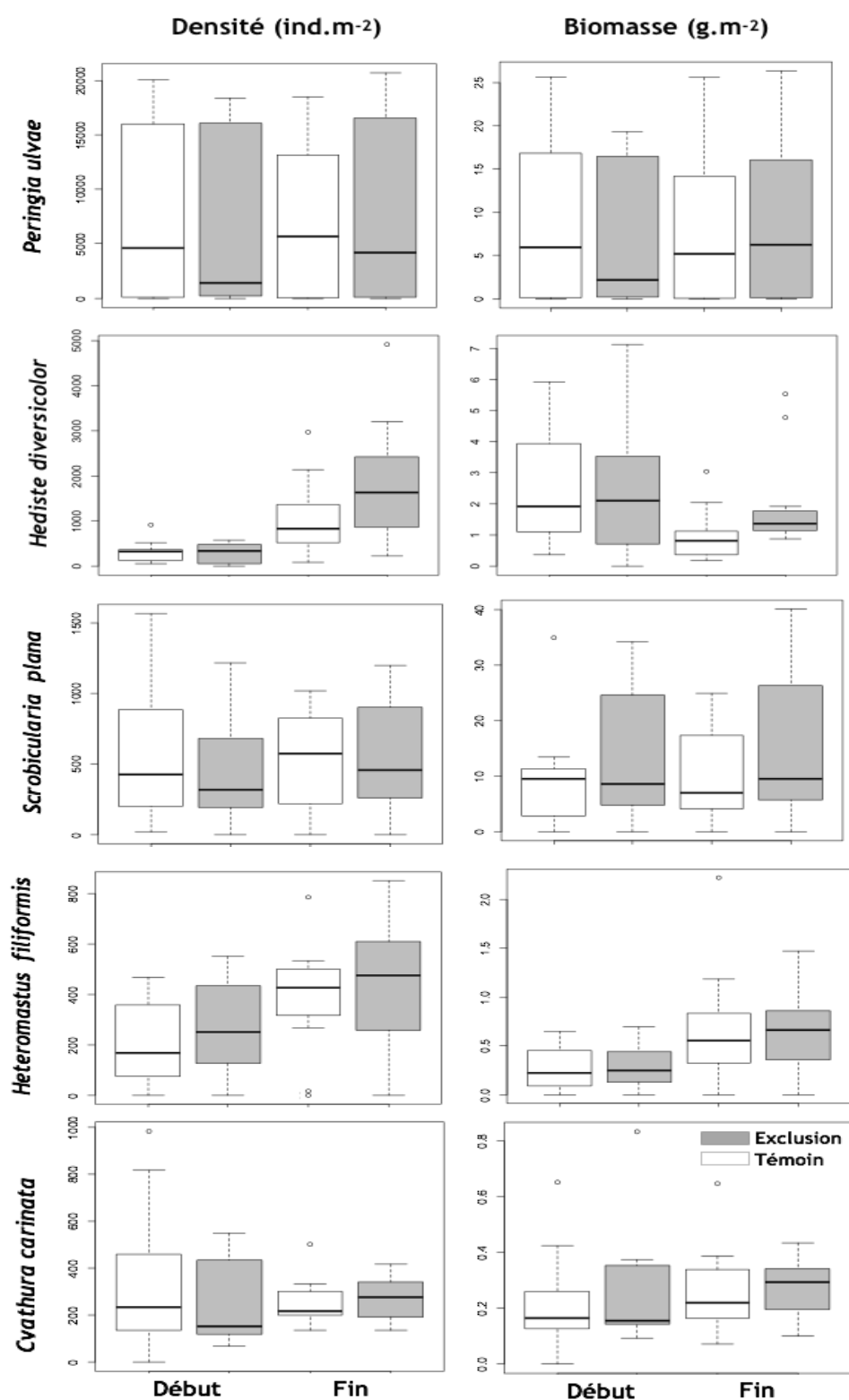


Figure 46 : Boîtes à moustaches (Boxplots) représentant les variations de densités et biomasses moyennes de cinq principales espèces benthiques, entre les différents traitements (zones d'exclusion et zones témoin) et entre les deux périodes d'échantillonnage (Septembre (début) et Mars (fin)).

III.3. Abondance des prédateurs dans les stations d'étude

Les trois recensements mensuels des limicoles durant la période d'étude montrent que les trois stations ont été régulièrement fréquentées par dix-sept espèces de limicoles, avec un effectif moyen de 8 660 individus (Tab.23). Ce contingent a été dominé principalement par les bécasseaux (*Calidris alpina*, *C. minuta*, *C. alba* et *C. ferruginea*, 5 833 oiseaux), suivis par les pluviers (*Charadrius hiaticula*, *Charadrius alexandrinus* et *Pluvialis squatarola*, 1 766 oiseaux) et la Barge à queue noir (774 oiseaux). La station 3 a hébergé le plus grand nombre d'oiseaux (3 698 oiseaux en moyenne) tandis que les stations 1 et 2 ont accueilli en moyenne 2 200 et 2 700 individus, respectivement.

Tableau 23 : Effectif moyens des différentes espèces de limicoles dans les trois stations d'étude, relevés lors des trois comptes mensuels (Décembre, Janvier et Février, 2014-2015).

Espèces	Station 1	Station 2	Station 3
<i>Calidris alpina</i>	1 052 (±120.56)	1 109 (±13.08)	1 368 (±209.56)
<i>Calidris minuta</i>	321 (±24.56)	553 (±31.56)	807 (±56.53)
<i>Charadrius alexandrinus</i>	231 (±23.06)	328 (±23.01)	451 (±28.60)
<i>Limosa limosa</i>	143 (±42.03)	210 (±28.64)	420 (±32.51)
<i>Charadrius hiaticula</i>	123 (±15.67)	86 (±10.07)	151 (±17.69)
<i>Calidris alba</i>	120 (±22.30)	213 (±25.08)	253 (±31.05)
<i>Pluvialis squatarola</i>	120 (±17.19)	98 (±12.87)	120 (±12.07)
<i>Tringa totanus</i>	46 (±6.96)	20 (±7.09)	47 (±8.12)
<i>Calidris ferruginea</i>	20 (±3.14)	0 (± 0.00)	17 (±3.06)
<i>Pluvialis apricaria</i>	19 (±4.56)	10 (±3.01)	29 (±8.03)
<i>Philomachus pugnax</i>	12 (±2.04)	0 (± 0.00)	3 (±1.73)
<i>Tringa nebularia</i>	12 (±3.15)	10 (±2.98)	7 (±1.98)
<i>Haematopus ostralegus</i>	12 (±2.98)	31 (±8.10)	3 (±2.00)
<i>Arenaria interpres</i>	12 (±3.07)	25 (±4.67)	9 (±2.89)
<i>Numenius arquata</i>	9 (±1.56)	18 (±4.02)	13 (±2.98)
<i>Actitis hypoleucos</i>	1 (± 0.00)	0 (± 0.00)	0 (± 0.00)
<i>Numenius phaeopus</i>	1 (± 0.00)	1 (± 0.00)	0 (± 0.00)

IV. DISCUSSION

Cette expérience d'exclusion constitue une contribution à l'évaluation de la capacité d'accueil des habitats intertidaux de la lagune Merja Zerga et le rôle de ses ressources trophiques dans le maintien des populations de limicoles qui hivernent au niveau de cette zone humide.

Les résultats de notre expérience d'exclusion menée dans trois stations situées sur les vasières intertidales de la lagune Merja Zerga n'ont détecté aucun impact significatif de l'effet de la prédation des limicoles sur les densités et les biomasses de leurs principales proies constituées essentiellement de macroinvertébrés benthiques. Les analyses statistiques n'ont montré aucune distinction significative entre les communautés benthique des zones témoins, accessibles au limicoles, et celles des parcelles adjacentes protégées de la prédation des limicoles par des cages tout au long de l'expérience. Ce qui suggère que l'impact de la prédation par les limicoles, reste insignifiant et sans effet majeur sur la structure et la composition des peuplements benthiques.

Les différences observées entre certains échantillons sont dues aux caractéristiques mésologiques spécifiques à chaque station. En effet, il a été démontré que l'organisation et la distribution des peuplements benthiques de ce site sont largement influencées par les paramètres physionomiques, hydrologiques et sédimentaires des différentes stations (Touhami *et al.*, sous presse, Chapitre 3).

Notons également que la conception des cages utilisées ainsi que leur maintenance périodique le long de cette expérience, ont largement minimisé toute modification de la composition granulométrique du sédiment et de sa teneur en matière organique évitant ainsi l'effet des artefacts expérimentaux, tels que ceux mentionnés dans des études similaires antérieures (Hulberg & Oliver, 1980 ; Quammen, 1981 ; Sewell, 1996).

La comparaison avec les résultats des travaux antérieurs similaires à notre étude, montre une grande variation de l'impact de la prédation des limicoles sur les macroinvertébrés benthiques dans les sites clés d'hivernage des limicoles, dispersés le long de la voie de migration Est-Atlantique. Cette variation ne montre pas une tendance géographique claire. Au nord de Merja Zerga, l'absence d'effet significatif de la prédation des limicoles sur les proies benthiques, a été signalée dans l'estuaire du Mondego, Portugal (Lopes *et al.*, 2000), dans la mer des Wadden, Pays-Bas (Hiddink *et al.*, 2000) et l'estuaire Ythan, Écosse (Raffaelli & Milne, 1987), alors que d'autres études ont démontré l'existence d'un impact de la prédation sur ces proies dans l'estuaire du Tage, Portugal (Rosa *et al.*, 2008), la mer des Wadden, Pays-Bas

(Bijleveld *et al.*, 2015) et la lagune de Culbin Sands, en Écosse (Mendonça *et al.*, 2007). Au sud de Merja Zerga, l'absence de l'effet de la prédation des limicoles sur les espèces macrobenthiques, a été signalée dans une étude menée à Sidi Moussa, Maroc (Joulami, 2013). Une autre expérience utilisant des cages au Banc d'Arguin, Mauritanie (1986), n'a pas non plus détecté d'effet de prédation des limicoles sur la biomasse benthique (Wolff & Michaelis, 2008). De plus, Wolff & Michaelis (2008) n'ont trouvé aucune différence dans la biomasse benthique entre l'automne et le printemps au Banc d'Arguin suite au passage des limicoles. En revanche, une étude réalisée par Salem *et al.* (2014), a montré une forte baisse des densités des espèces benthiques entre l'automne et le printemps, ce qui a été expliqué par un effet de prédation intense des effectifs très importants des limicoles ayant passé leur saison d'hivernage au Banc d'Arguin.

Les résultats obtenus par notre modèle expérimental n'ont montré aucun impact significatif de la prédation aviaire sur les macroinvertébrés benthiques des vasières intertidales de Merja Zerga. Ces résultats sont à prendre avec beaucoup de précaution, en effet notre modèle expérimental est conçu pour échantillonner de petites superficies à une échelle spatiale réduite, ce qui nous prive d'une puissance statistique suffisante pour détecter l'impact de la prédation, sauf quand l'effet de ce dernier est très important (Hall *et al.*, 1990 ; Sewell, 1996 ; Underwood, 1997 ; Hiddink *et al.*, 2002). Telle que l'étude menée par Bijleveld *et al.* (2015), qui a démontré, malgré la petite échelle spatiale de l'échantillonnage, un très fort impact de prédation par les bécasseaux maubèches sur les coques juvéniles dans les vasières de la mer des Wadden.

Par ailleurs, la densité des limicoles dans une zone donnée est directement limité par l'abondance des proies profitables et disponibles (Evans, 1979 ; Piersma, 1987 ; Mendonça *et al.*, 2007). Cinq des proies, les plus abondantes dans nos parcelles (*Peringia ulvae*, *Hediste diversicolor*, *Heteromastus filiformis*, *Scrobicularia plana* et *Cyathura carinata*) sont des proies potentiellement appropriées pour les limicoles les plus communs de Merja Zerga (Bécasseaux et Pluviers) (Goss-Custard *et al.*, 1977 ; Santos *et al.*, 2005, 2009 ; Martins *et al.*, 2013, Lourenço *et al.*, 2015, Schwemmer *et al.*, 2016, Horn *et al.*, 2017), mais comme nous n'avons pas pris en considération la

fraction des proies réellement profitables pour ces espèces, ceci atténue encore plus l'effet d'un éventuel impact de la prédation. Aussi, serait-il plus judicieux de prendre en considération la taille, la disponibilité et l'accessibilité des espèces benthiques proies dans les travaux futurs visant à évaluer l'effet de la prédation des oiseaux.

De plus, de nombreuses études ont signalé que la mobilité des proies, à la fois verticale et horizontale, est un phénomène très important qui peut atténuer l'effet de la prédation et rendre sa détection difficile. En effet, certaines espèces proies, telles que *Peringia ulvae*, *Cyathura carinata* et les polychètes, peuvent se déplacer entre les parcelles au cours de l'expérience. Ceci permet d'obtenir des tests de comparaison non significatifs, entre les peuplements de la parcelle expérimentale et celui de la parcelle témoin, même si en réalité il existe un éventuel impact de la prédation. Cette constatation est valable en particulier, chez les invertébrés de grande mobilité, tels que les crustacés (Hall *et al.*, 1990 ; Sewell, 1996 ; Ferreira *et al.*, 2005).

L'augmentation significative de l'effectif du polychète *Hediste diversicolor*, semble se réaliser indépendamment de la prédation des limicoles mais plutôt liée au cycle biologique de l'espèce. En effet, la plupart des individus échantillonnés à la fin de l'expérience, où les fortes densités ont été enregistrées (Mars, Tab.19), ont été de petits jeunes individus, ce qui laisse supposer que notre expérience a coïncidé avec la période de recrutement de cette espèce. La même observation a été faite pour le polychète *Heteromastus filiformis*, dont la biomasse a augmenté de manière significative au cours de cette expérience. Bien que nous supposions que l'augmentation significative de ces polychètes est due au cycle biologique de l'espèce, Kent & Day (1983) ont montré que chez un polychète néréide, lorsque la baisse des individus adultes est importante suite à la prédation, le recrutement des juvéniles est très important. Cela pourrait expliquer les densités stables ou croissantes des proies benthiques, malgré la prédation intense apparente (Piersma, 1987).

L'absence d'effet significatif de la prédation des limicoles sur les principales proies dans la lagune Merja Zerga, peut être expliquée par la grande productivité des vastes vasières intertidales de cet écosystème (Benhoussa, 2000 ; Bazairi, 1999), offrant ainsi une capacité d'accueil qui dépasse le besoin de l'effectif des hivernants. En effet, des études ont montré que les mollusques *Scrobicularia plana* et *Cerastoderma edule*

ont un recrutement quasi permanent durant toute l'année (Bazairi, 1999). Cet important taux de renouvellement peut réduire l'effet de la prédation des oiseaux sur la communauté des bivalves.

Par ailleurs, la grande diversité du régime alimentaire de plusieurs espèces de limicoles peut atténuer également l'effet de leur prédation sur les macroinvertébrés benthiques. Ainsi, il a été démontré que les espèces de limicoles de petite taille peuvent également consommer des espèces de la méiofaune benthique (Sutherland *et al.*, 2000) et du biofilm disponible à la surface du sédiment (Mathot *et al.*, 2010 ; Jiménez *et al.*, 2015 ; Jardine *et al.*, 2015 ; Lourenço *et al.*, 2017), diminuant ainsi l'effet d'une forte prédation sur la macrofaune benthique.

En conclusion, nos résultats ont montré que les populations de macrofaune benthique à Merja Zerga ne sont pas impactées par l'effet de la prédation des limicoles. Nous pensons que le recrutement naturel dans cette lagune semble offrir des ressources alimentaires suffisantes et durables pour ces oiseaux.

DISCUSSION GENERLAE

Malgré leur énorme valeur, les populations aviennes continuent d'enregistrer des déclin de plus en plus inquiétants et alarmants à l'échelle mondiale (BirdLife International, 2018).

En dépit des mesures législatives et des collaborations internationales spécialement conçues pour protéger les espèces migratrices, il y a un grand écart entre les aspirations et les réalisations, du fait, au moins en partie à une base scientifique limitée sur laquelle on peut fonder des décisions éclairées.

En effet, la conservation des espèces migratrices n'est pas une tâche facilement abordable, car l'efficacité des initiatives de conservation dépend d'une connaissance approfondie de leur écologie dans les zones de reproduction, d'hivernage et d'escales migratoires.

Le manque de ce type de données scientifiques pertinentes et solides pour fonder des décisions, est plus critique dans les zones humides situées dans l'hémisphère sud de la voie de migration Est-Atlantique.

Le présent projet de recherche est une contribution pour combler, à un certain niveau, ce manque d'informations, en étudiant les limicoles de Merja Zerga, l'un des sites clés de la voie de migration Est-Atlantique.

Ma thèse a permis de répondre entre autre à ces trois principales questions :

- (i) Quels sont les principaux facteurs environnementaux structurants les communautés benthiques des habitats intertidaux de Merja Zerga ?
- (ii) Comment les limicoles utilisent-ils les différents habitats intertidaux de Merja Zerga durant la période d'hivernage ?
- (iii) Est-ce que les communautés benthiques (proies) régissent la distribution des limicoles (prédateurs) et limitent leur accueil ?

Dans cette dernière section du manuscrit, nous mettons en avant et discutons les résultats les plus pertinents de notre travail de recherche. Nous proposons également quelques suggestions de conservation, de gestion et des perspectives de recherche.

Les communautés benthiques - Principaux facteurs structurants

Au sein des habitats intertidaux de la lagune Merja Zerga, quatre assemblages benthiques ont été identifiés qui se répartissent selon un net gradient aval-amont. Cette distribution différentielle est essentiellement due aux paramètres environnementaux incluant la salinité, la granulométrie du substrat, l'hydrodynamique et le paramètre relatif à la présence, absence ou proximité des herbiers marins (Touhami *et al.*, sous presse).

Cette distribution aval-amont, constitue un modèle bien connu dans la plupart des écosystèmes paraliques semi-fermés qui subissent un stress sévère et de fortes fluctuations. Les espèces benthiques vivant dans ce type d'environnement sont vraisemblablement résistantes aux conditions environnementales changeantes et irrégulières.

La lagune Merja Zerga reçoit à la fois des apports d'eaux d'origine océanique via la marée et des apports d'eaux douces d'Oued Drader et de Canal Nador. La fluctuation de ces apports, affecte amplement les différents paramètres hydrologiques et les caractéristiques granulométriques du sédiment. En effet, au niveau de la partie océanique de la lagune, où l'hydrodynamisme est fort, le substrat est dominée par la fraction sableuse, favorisant l'installation d'un peuplement benthique à *Cerastoderma edule*, considérée comme l'espèce la plus influencée par les conditions hydrodynamiques de part sa nutrition suspensivore, favorisée notamment par le courant.

Un deuxième peuplement benthique groupant les stations aval de la lagune, composé principalement des deux polychètes opportunistes *Heteromastus filiformis* et *Capitella capitata*, s'installe sur un sédiment de texture très variable.

En s'éloignant de l'océan, l'hydrodynamisme s'atténue et les apports fins continentaux deviennent plus importants, favorisant une sédimentation organique fine vers la partie la plus interne de la lagune. Ce type d'habitat vaseux et riche en matière organique, favorise l'installation d'un peuplement oligospécifique, dominé par *Scrobicularia plana* et *Hediste diversicolor*.

L'influence des paramètres hydrologiques se trouve localement altérée par la présence des herbiers marins. En effet, les habitats végétalisés créent des conditions stables et complexes favorisant l'installation des communautés benthiques denses et diversifiées. En plus, la flore épiphyte des herbiers offre des ressources trophiques importantes pour la macrofaune phytophile, comme le gastéropode *Peringia ulvae*, présent en très forte densité dans les herbiers marins. Notons que le peuplement benthique, le plus riche, que nous avons identifié colonise les vasières centrales, couvertes d'herbiers marins ou situées à proximité des zones végétalisées.

L'évaluation de la qualité écologique des habitats intertidaux de Merja Zerga par les quatre indices biotiques (BOPA, AMBI, M-AMBI et ITI), montre que les habitats végétalisés sont dans un bon état écologique (Touhami *et al.*, 2017c). En effet, la présence des herbiers est considérée comme un indicateur d'une bonne qualité écologique, indiquant l'importance majeure de ces habitats particuliers dans l'élaboration des plans de gestion et de conservation.

Les résultats obtenus à partir de ces indices biotiques montrent généralement que les communautés benthiques de Merja Zerga ne sont pas profondément perturbées et semblent donc tolérer l'impact des pressions anthropiques actuelles. En effet, l'ouverture permanente de la lagune sur l'océan permet le renouvellement régulier des eaux de Merja Zerga. Ce brassage naturel constitue un atout limitant les problèmes d'eutrophisation liés à la production primaire et à l'accumulation de la matière organique.

Cependant, les cinq stations évaluées dans un état écologique non acceptable, sont soit, très fréquentées par les touristes et les pêcheurs en raison de leur proximité de deux points d'embarquement de la lagune (Les 3 stations aval), soit elles sont situées au voisinage du cours artificiel Canal Nador. Ce dernier draine l'excès des eaux d'irrigation d'une partie de la plaine du Gharb, riches en produits phytosanitaires. Ce qui pourrait expliquer la détérioration des peuplements benthiques proches de ces sources de contamination.

Les limicoles hivernants de Merja Zerga - Utilisation des habitats

La connaissance du paysage ornithologique de Merja Zerga, acquise depuis de nombreuses années par les ornithologues marocains, a constitué une base précieuse de données pour tracer l'évolution interannuelle des effectifs de limicoles. De grandes fluctuations interannuelles de la taille de ces peuplements (entre 34 000 et 185 000 individus) ont été détectées entre 1995 et 2015. Cette importante variation interannuelle des effectifs, est attribuée en partie à l'état hydrologique des habitats du site. En effet, il a été démontré que Merja Zerga constitue pour les limicoles non seulement la zone humide la plus importante du Maroc pour l'hivernage, mais aussi un site refuge de choix lors des situations hydrologiques extrêmes. Périodes durant lesquelles, la zone humide reçoit les plus fortes concentrations de limicoles. En effet, les flux marégraphiques entre l'océan et la lagune, entretiennent l'humidité des grandes étendues de vasières intertidales et des sansouires et ce même en absence de tout apport d'eau douce, ce qui renforce son grand intérêt dans la conservation des populations de limicoles en particulier durant les années de sécheresse (Qninba *et al.*, 2006).

Durant notre période d'étude (hiver 2013-2014), nous avons identifié 17 espèces limicoles au niveau des habitats intertidaux de Merja Zerga. Le Bécasseau variable, le Bécasseau minute, le Grand gravelot et le Gravelot à collier interrompu dominant largement le contingent de limicoles avec plus de 85% de l'effectif global. Ce peuplement avien qui compte presque 60 000 individus, montre la grande capacité d'accueil de la lagune, et son positionnement en tant que site d'intérêt international.

La répartition spatiale des densités des limicoles entre les habitats de différents secteurs de Merja Zerga montre que les densités les plus élevées sont enregistrées dans les vasières des secteurs Est (69 ind.ha⁻¹), Ouest (63 ind.ha⁻¹) et Centre (58 ind.ha⁻¹). Ces secteurs peuvent être considérés comme les zones hot-spot qui accueillent les fortes concentrations de limicoles, et par conséquent, constituent des zones à enjeu de conservation majeur pour les limicoles.

Nos résultats ont montré que les limicoles de Merja Zerga peuvent être classés en groupes d'espèces préférant des microhabitats spécifiques en fonction de leurs

préférences et leurs besoins. Ainsi, un premier groupe, composé de l'Huitrier-pie, le Tournepierrre à collier et la Barge rousse, fréquente de préférence le secteur aval de la lagune. Il s'agit des espèces très inféodées aux habitats sableux et grossiers qui sont bien représentés dans ce secteur. Un deuxième groupe, caractérisé par les fortes densités de l'Avocette élégante, le Courlis cendré et le Chevalier gambette, fréquentent les secteurs Nord et Sud, où ils peuvent profiter des substrats vaseux et humides. Le dernier groupe domine au niveau des secteurs Est, Ouest et Centre. Il est caractérisé, principalement par la forte présence du Bécasseau variable, Bécasseau minute, Grand gravelot, Pluvier argenté et Gravelot à collier interrompu, qui préfèrent les substrats vaseux à sablo-vaseux.

Cette répartition différentielle des oiseaux entre les différents secteurs de la lagune constitue un exemple assez révélateur d'un certain partage de l'espace et d'une exploitation presque complète de l'ensemble des habitats. Ce qui met en lumière une certaine complémentarité dans l'exploitation de ces espaces, permettant ainsi au site d'accueillir un grand nombre d'espèces avec des effectifs conséquents.

Notre étude comparative sur le comportement alimentaire des limicoles en relation avec leurs caractéristiques morphologiques, illustre davantage cette exploitation différentielle des habitats intertidaux de Merja Zerga. En effet, la taille du bec détermine la profondeur du sondage et donc la fraction des proies exploitables. Ainsi, les oiseaux avec des becs morphologiquement distincts et différentes techniques d'alimentation (picorage superficiel ou sondage profond), exploitent différemment les différentes strates du sédiment dans les mêmes vasières, ce qui atténue la compétition interspécifique vis à vis des ressources trophiques communes du site.

Ces résultats aident à mieux comprendre la relation entre l'utilisation des habitats par les limicoles et la distribution - surtout verticale - des proies benthiques. En effet, comme nous avons démontré au chapitre 5, la macrofaune benthique est concentrée dans les couches superficielles du sédiment, ce qui constitue une attraction majeure pour les limicoles, notamment ceux avec des becs courts, en vertu de l'accessibilité de leurs proies principales. Alors que ceux dotés d'un bec plus long peuvent sonder en profondeur pour obtenir des proies plus profitables avec des valeurs énergétiques plus élevées, tels que les grands individus de *Hediste diversicolor* et *Scrobicularia plana*

qui enregistrent les biomasses les plus importantes entre 5 et 15 cm de profondeur (Touhami *et al.*, 2017a).

La caractérisation comportementale des différentes espèces de limicoles, montre que les petites espèces de Charadriidae adoptent exclusivement une stratégie de chasse superficielle, visuelle et intermittente, contrairement aux espèces de Scolopacidae qui favorisent une stratégie de chasse tactile et continue. Mais en général, ces derniers présentent un plus large éventail de stratégies et de techniques pour rechercher et capturer leurs proies.

En effet, les limicoles sondeurs, dotés d'un long bec, sont plus généralistes et opportunistes. Ils sont capables d'obtenir de nombreux types des proies dans des habitats très différents. Cette plasticité comportementale permet à ces espèces de maximiser leurs apports en énergie, et même de faire face aux changements environnementaux qui peuvent affecter leurs habitats grâce à ces processus d'adaptation locale.

Les ressources trophiques : un élément majeur de distribution et d'accueil des limicoles hivernants à Merja Zerga

Les oiseaux de rivage ne peuvent se nourrir dans les habitats intertidaux qu'à marée basse. En raison de cette limitation, on pourrait s'attendre à ce que ces oiseaux choisissent leurs habitats soigneusement en se concentrant sur les organismes et les secteurs les plus riches et les plus rentables.

A Merja Zerga, nous avons démontré que, effectivement, la distribution des limicoles est étroitement liée à la distribution de la densité de leurs ressources alimentaires (macrobenthos). En effet, il semble que les vasières très riches en macrofaune benthique (secteurs Est et Ouest), accueillent les contingents de limicoles les plus denses.

Nous avons démontré statistiquement que les distributions des densités des principales espèces benthiques (*Peringia ulvae*, *Scrobicularia plana*, *Heteromastus filiformis*, *Cerastoderma edule*, *Hediste diversicolor* et *Cyathura carinata*) sont fortement corrélées avec les répartitions de la plupart des espèces de limicoles,

notamment le Grand gravelot, le Gravelot à collier interrompu, le Bécasseau variable, le Bécasseau minute, le Bécasseau sanderling, le Pluvier argenté, le Chevalier gambette ...

Notons par ailleurs, que les corrélations les plus marquées sont celles qui lient la répartition des limicoles avec les distributions du macrobenthos qui peuple les tranches supérieures des vasières entre 0 et 5 cm de profondeur. Ce compartiment constitue, en effet, la fraction des proies accessibles et réellement exploitables par la plupart de ces oiseaux. Ce qui explique en partie, le positionnement de Merja Zerga en tant que site clé sur la voie de migration Est-Atlantique, durant les périodes d'hivernage et des escales migratoires, par le fait que la majeure partie de la macrofaune est concentrée dans les premiers centimètres du sédiment ce qui la rend plus disponible, accessible et rentable pour les oiseaux.

L'expérience d'exclusion effectuée dans le cadre de ce travail, constitue une contribution à l'évaluation de la capacité d'accueil des habitats intertidaux de la lagune Merja Zerga et le rôle de ses ressources trophiques dans le maintien des populations de limicoles qui hivernent au niveau de cette zone humide. Les résultats obtenus par ce modèle expérimental n'ont détecté aucun impact significatif de la prédation des limicoles sur les densités et les biomasses de leurs principales proies benthiques (Touhami *et al.*, 2017b).

La variation la plus importante que nous avons détectée à partir de cette expérience d'exclusion, est l'augmentation de la densité du polychète *Hediste diversicolor* et la biomasse de *Heteromastus filiformis* aussi bien au niveau des zones d'exclusion qu'au niveau des zones témoins. Ces variations résultent d'un important recrutement vers la fin de l'expérience, ce qui laisse supposer que ces variations sont liées au cycle biologique saisonnier de l'espèce plutôt qu'à une action directe de la prédation.

L'absence d'effet significatif de la prédation des limicoles sur les principales proies dans la lagune Merja Zerga, peut être expliquée par la grande productivité des vastes vasières intertidales de cet écosystème, offrant ainsi une certaine durabilité et prévisibilité de ces ressources biologiques pour l'important contingent de limicoles qui fréquentent le site.

Recommandations de gestion et de conservation

Merja Zerga constitue un site d'immense importance bioécologique à l'échelle nationale et internationale. Sa conservation représente une priorité pour le maintien de la biodiversité qui constitue une composante principale de notre patrimoine nationale. Plusieurs recommandations de conservation ont été proposées, tout au long de ce travail et il serait souhaitable de prendre en considération le zonage obtenu suite à l'évaluation des habitats par les différentes approches (indices biotiques, distribution des oiseaux et des communautés benthiques) dans l'élaboration du plan de gestion et de conservation du site. Nous rappelons dans ce qui suit les principales suggestions :

Les peuplements benthiques les plus riches et en bon état écologique, sont situés dans les vasières couvertes d'herbiers marins ou celles situées à proximité des zones végétalisées. Il serait judicieux de cibler ces habitats en priorité dans l'élaboration des plans de gestion et de conservation de Merja Zerga.

La répartition spatiale des limicoles, montre que les secteurs "Est, Ouest et Centre", constituent les zones "hot-spot", accueillant les fortes concentrations d'oiseaux. Cela suggère le contrôle des activités humaines ayant un impact potentiel sur ces zones d'alimentation, afin de ne pas affecter la qualité et les conditions alimentaires des limicoles. Les habitats très fréquentés (touristes et pêcheurs), sont en effet, dans un état écologique non acceptable. Il serait donc souhaitable de prendre des mesures efficaces pour réglementer et limiter l'accès à ces zones "hot-spot".

La communication de Merja Zerga avec l'Océan constitue un atout principal de cet écosystème, d'où la nécessité de maintenir les flux marégraphiques afin de préserver le fonctionnement hydrologique habituel du site. Des études approfondies devraient être entreprises dans ce sens pour comprendre la mobilité et l'évolution des sédiments (apports des flux marégraphiques et des apports continentaux) afin d'assurer le rééquilibrage hydrologique et éviter un éventuelle envasement de la lagune.

Au cours de cette étude, nous avons noté que les habitats proches du cours artificiel Canal Nador, riche en produits phytosanitaires, sont dans un état écologique non acceptable. Ce qui impose que les stratégies de conservation doivent s'étendre en plus

de la lagune à l'échelle de tout le bassin versant de Merja Zerga afin de contrôler le développement agricole excessif qui impacte dangereusement la lagune.

Le développement socio-économique de la population locale s'avère une nécessité pour réduire la pression sur les ressources naturelles du site à travers son orientation vers d'autres activités alternatives génératrices de revenus. Par exemple, l'encouragement de l'activité écotouristique qui peut également réduire les impacts négatifs du tourisme aléatoire sur le milieu physique et la biodiversité du site. Pour cela, il faut installer une infrastructure écotouristique adéquate.

Sensibiliser et informer la population locale et le grand public sur l'intérêt du site, l'impact de la pression humaine sur son environnement et la nécessité d'adopter des comportements respectueux de la nature. Cette action serait possible par la réalisation de guides pédagogiques et des outils de bonnes pratiques agricoles, halieutiques et touristiques.

Pour finir cette liste non exhaustive de recommandations, nous tenons à souligner que l'application de telles mesures ne peut être possible qu'à travers la mise en place d'un statut intégrateur de gouvernance, dédié à la réserve biologique de Merja Zerga, qui traite les différentes composantes du site sous une même disposition juridique et de le doter des moyens appropriés d'action. Actuellement, un engagement politique clair en faveur de l'installation d'une telle instance de gestion se pose avec acuité pour garantir une gestion plus fluide et efficace de la zone humide, et la conservation des valeurs patrimoniales du site et ses services écosystémiques.

Si ce type de mesures pourrait paraître pour l'instant irréalisable et utopique, du fait notamment de la difficulté de réunir toutes les parties prenantes incluant la population locale autour des mêmes objectifs du développement durable. Elles le seront sans doute moins, dans quelques années, si les fortes diminutions des ressources biologiques et la dégradation des habitats naturels se confirment et s'amplifient. Nous ne voulons pas être pessimistes, mais nous souhaitons déclencher la conscience d'un devoir d'action urgent, pour que le site garde toujours de ses fonctionnalités socio-économiques et bioécologiques, qu'il offre en abondance à l'échelle locale, nationale et internationale.

Perspectives

Malgré l'abondance et la pertinence des résultats obtenus dans cette étude, certaines lacunes persistent. Comblar ces lacunes, permettrait de donner plus d'éléments pour une meilleure compréhension du fonctionnement de notre écosystème.

La présente étude fournit une description détaillée de l'organisation spatiale des communautés benthiques. Cependant, la dimension temporelle n'a pas été privilégiée, du fait que nous nous sommes intéressés principalement à la saison d'hivernage et des passages migratoires. Alors qu'une bonne connaissance du fonctionnement de notre écosystème nécessite un suivi des peuplements à l'échelle spatiale, mais aussi à l'échelle saisonnière et interannuelle.

Ce genre de suivis devrait également concerner d'autres composantes du benthos particulièrement importantes comme la méiofaune et le biofilm.

D'autres lacunes au niveau du macrozoobenthos apparaissent nécessaires à combler, en particulier : la dynamique et la production des populations benthiques et la composition de leur régime alimentaire.

L'utilisation d'autres composantes de l'écosystème (plancton, poissons, variables physico-chimiques, etc.), ainsi que l'établissement des conditions de références propres à la lagune sont fortement conseillés pour assurer une évaluation plus robuste de l'état écologique de la lagune.

Des études supplémentaires sur les relations trophiques entre les limicoles et leurs proies sont indispensables à Merja Zerga. Ces études devraient inclure une analyse détaillée du régime alimentaire des principales espèces de limicoles, notamment soit par des analyses des isotopes stables ou par le barcoding environnemental.

L'alimentation nocturne représente environ la moitié de la période totale disponible pour la plupart des limicoles pour rechercher la nourriture et satisfaire leurs besoins énergétiques. On pourrait dresser une évaluation plus complète de la qualité des habitats et des secteurs de fortes valeurs écologiques, en documentant la présence, l'abondance et les activités nocturnes des limicoles.

D'autres études doivent être réalisées pour obtenir des informations sur les conditions favorables d'alimentation des limicoles, en particulier le niveau de tolérance de ces oiseaux au dérangement humain.

Les propositions ci-dessus présentent quelques suggestions de futures recherches, et illustrent la quantité colossale du travail qui reste à faire pour approfondir nos connaissances sur les processus qui gouvernent la structuration et le fonctionnement des habitats intertidaux de Merja Zerga et de leur faune associée. La poursuite des efforts à travers des recherches scientifiques rigoureuses sont nécessaires afin d'être en mesure de prendre des décisions éclairées et efficaces pour assurer la conservation et la pérennité de cet écosystème d'importance internationale.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Arbach Leloup F., Desroy N., Le Mao P., Pauly D. & Le Pape O. 2007. Interactions between a natural food web, shellfish farming and exotic species: The case of the Bay of Mont Saint Michel (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76 : 111-120.
- Acuña k., Duarte C., Jaramillo E., Contreras H., Manzano M. & Navarro J.M. 2012. Vertical distribution of the macroinfauna associated to bivalves in a sedimentary intertidal flat of southern Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 47 : 383-393.
- Aharon-Rotman Y., Bauer S. & Klaassen M. 2015. A chain is as strong as its weakest link : assessing the consequences of habitat loss and degradation in a long-distance migratory shorebird. *Emu*, 116 : 199-207.
- Alaoui M.A., Choura M., Maanan M., Zourarah B., Robin M., Freitas M., Andrade C., Khalid M. & Carruesco C. 2010. Metal fluxes to the sediments of the Moulay Bousselham lagoon, Morocco. *Environmental Earth Sciences*, 61 : 275-286.
- Ameur B. 1994. Aspects biologique et dynamique de la population de *Mugil cephalus* L. 1758 (Poissons, Mugilidés) de la lagune de Moulay Bousselham (Maroc). Thèse D.E.S., Université Mohammed V, Rabat.
- Anderson M.G. 2003. Investigations into shorebird community ecology : interrelations between morphology, behaviour, habitat and abiotic factors. Thèse Master. Université Auckland.
- Bachelet G. 1987. Processus de recrutement et rôle des stades juvéniles d'invertébrés dans le fonctionnement des systèmes benthiques de substrat meuble en milieu intertidal estuarien. Thèse d'Etat, Université Bordeaux I.
- Baird, D., Evans P.R., Milne H. & Pienkowski M.W. 1985. Utilization by shorebirds of benthic invertebrate production in intertidal areas. *Oceanography & Marine Biology Annual Review*, 23 : 573-597.
- Baker M.C. & Baker A.E.M. 1973. Niche relationships among six species of shorebirds on their wintering and breeding ranges. *Ecological Monographs*, 43: 193-212.
- Baker M.C. 1979. Morphological correlates of habitat selection in a community of shorebirds (*Charadriiformes*). *Oikos*, 33: 121-126.
- Barbier E.B. 2011. Wetlands as natural assets. *Hydrological Sciences Journal*, 56 : 1360-1373.
- Barbier M., Arnoldi J.F., Bunin G. & Loreau M. 2018. Generic assembly patterns in complex ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115 : 2156-2161.
- Barbosa A. & Moreno E. 1999. Evolution of foraging strategies in shorebirds : an ecomorphological approach. *Auk*, 116 : 712-725.

- Barter M. 2002. Shorebirds of the Yellow Sea : Importance, threats and conservation status. Wetlands International Global Series 9, International Wader Studies 12. Wetlands International, Canberra.
- Battley P.F., Warnock N., Tibbitts T.L., Gill R.E. Jr., Piersma T., Hassell C.J., Douglas D.C., Mulcahy D.M., Gartrell B.D., Schuckard R., Melville D.S. & Riegen A.C. 2012. Contrasting extreme long-distance migration patterns in bar-tailed godwits *Limosa lapponica*. *Journal of Avian Biology*, 43 : 21-32.
- Bazairi H. 1999. La faune macrobenthique de la lagune de Moulay Bousselham, structure des peuplements et succession spatio-temporelle. Thèse Doctorat. Université Mohammed V, Rabat.
- Bazairi H., Bayed A., Glémarec M. & Hily C. 2003. Spatial organisation of macrozoobenthic communities in a response to environmental factors in coastal lagoon of the NW African coast (Merja Zerga, Morocco). *Oceanologica Acta*, 26 : 457-471.
- Bazairi H., Bayed A. & Hily C. 2005. Structure et bioévaluation de l'état écologique des communautés benthiques d'un écosystème lagunaire de la côte atlantique marocaine. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 328 : 977-990.
- Beger M., Linke S., Watts M., Game E., Treml E., Ball I. & Possingham H.P. 2010. Incorporating asymmetric connectivity into spatial decision making for conservation. *Conservation Letters*, 3 : 359-368.
- Bengtson S.A. & Svensson B. 1968. Feeding habitat of *Calidris alpina*L. and *C. minuta*L. (Aves) in relation to the distribution of marine shore invertebrates. *Oikos*, 19 : 152-157.
- Benhoussa A., Dakki M., Qninba A. & EL Agbani M.A. 1999. Habitats d'un site Ramsar côtier du Maroc, la Merja Zerga : approches typologique et cartographique. *Sehumed*, 9 : 75-82.
- Benhoussa A. 2000. Caractérisation des habitats et microdistribution de l'avifaune de la zone humide de Merja Zerga (Maroc). Thèse Doctorat. Université Mohammed V, Rabat.
- Benhoussa A., Qninba A., El Agbani M.A., Hammada S., Bazairi H. & Fekhaoui M. 2003. Fiche descriptive sur les zones humides Ramsar (FDR) - Merja Zerga.
- Beukema J.J., Essink K., Machielis H. & Zwarts L. 1993. Year-to-year variability in the biomass of macrobenthic animals on tidal flats of the Wadden Sea : how predictable is this food source for birds? *Netherlands Journal of Sea Research*, 13 : 331-353.
- Bijleveld A.I., Twietmeyer S., Piechocki J., van Gils J.A. & Piersma T. 2015. Natural selection by pulsed predation: survival of the thickest. *Ecology*, 96 : 1943-956.

- BirdLife International. 2018. State of the world's birds: taking the pulse of the planet. BirdLife International, Cambridge, UK.
- Blanchet H. 2004. Structure et fonctionnement des peuplements benthiques du bassin d'Arcachon. Thèse de doctorat. Université Bordeaux I.
- Blanchet H., de Montaudouin X., Lucas A. & Chardy P. 2004. Heterogeneity of macrozoobenthic assemblages within a *Zostera noltii* seagrass bed : diversity, abundance, biomass and structuring factors. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 61 : 111-123.
- 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. *Ecological Indicators*, 8 : 360-372.
- Bocher P., Robin F., Kojadinovic J., Delaporte P., Rousseau P., Dupuy C., Bustamante P. 2014. Trophic resource partitioning within a shorebird community feeding on intertidal mudflat habitats. *Journal of Sea Research*, 92 : 115-124.
- Boere G.C. & Stroud D.A. 2006. The flyway concept : what it is and what it isn't. In G.C. Boere, Galbraith C.A. & Stroud D.A. (eds) Waterbirds around the world. The Stationery Office, Edinburgh.
- Borja A., Franco J. & Perez V. 2000. A marine Biotic Index to establish the ecological quality of soft-bottom benthos within European estuarine and coastal environments. *Marine Pollution Bulletin*, 40 : 1100-1114.
- 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. *Marine Pollution Bulletin*, 46 : 835-845.
- Borja A., Bricker S.B., Dauer D.M., Demetriades N.T., Ferreira J.G., Forbes A.T., Hutchings P., Jia X., Kenchington R., Marques J.C. & Zhu C. 2008. Overview of integrative tools and methods in assessing ecological integrity in estuarine and coastal systems worldwide. *Marine Pollution Bulletin*, 56 : 1519-1537.
- Botto F., Iribarne O.O., Martinez M.M., Delhey K. & Carrete M. 1998. The effects of migratory shorebirds on the benthic species of three southwestern Atlantic Argentinean estuaries. *Estuaries*, 21: 700-709.
- Bouchet V.M.P., Sauriau P.G., Debenay J.P., Mermillod-Blondin F., Schmidt S., Amiard J.C. & Dupas B. 2009. Influence of the mode of macrofauna mediated bioturbation on the vertical distribution of living benthic foraminifera : first insight from axial tomodesitometry. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 371 : 20-33.

- Boyé A., Legendre P., Grall J. & Gauthier O. 2017. Constancy despite variability: Local and regional macrofaunal diversity in intertidal seagrass bed. *Journal of Sea Research*, 130 : 107-122.
- Brown S., Gratto-Trevor C., Porter R., Weiser E., Mizrahi D., Boldenow M., Bentzen R., Clay R., Freeman, Giroux M.A., Kwon E., Lank D., Lecomte N., Liebezeit J., Loverti V., Rausch J., Sandercock B., Schulte S., Smith P. & Lanctot R. 2017. Migratory connectivity of Semipalmated Sandpipers and implications for conservation. *The Condor*, 119 : 207-224.
- Bryant D.M. 1979. Effects of prey density and site character on estuary usage by overwintering waders (*Charadrii*). *Estuarine and Coastal Marine Science*, 9 : 369-384.
- Butler R.W., Davidson N.C. & Morrison R.I.G. 2001. Global-scale shorebird distribution in relation to productivity of near-shore ocean waters. *Waterbirds*, 24 : 224-232.
- Byers S.C., Mills E.L. & Steward P.L. 1978. A comparison of methods of determining organic carbon in marine sediments, with suggestions for a standard method. *Hydrobiologia*, 58 : 43-47.
- Candolin U. & Wong B.B.M. 2012. Behavioural responses to a changing world: mechanisms and consequences. Oxford University Press, Oxford.
- Cardoso I., Granadeiro J.P. & Cabral H. 2010. Benthic macroinvertebrates vertical distribution in the Tagus estuary (Portugal) : the influence of tidal cycle. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86 : 580-586.
- Carruesco C. 1989a. Genèse et évolution de trois lagunes du littoral atlantique depuis l'holocène : Oualidia - Moulay Bou Salham (Maroc) et Arcachon (France). Thèse Doctorat, Université de Bordeaux I.
- Carruesco C. 1989b. La lagune de Moulay Bou Salham (côte atlantique, Maroc) : un environnement côtier artificiel. *Sci. Géol.*, Strasbourg, Mém., 84: 145-148.
- Carvalho S., Gaspar M.B., Moura A., Vale C., Antunes P., Gil O., Fonseca L.C. & Falcão M. 2006. The use of marine biotic index AMBI in the assessment of the ecological status of the Óbidos Lagoon (Portugal). *Marine Pollution Bulletin*, 52: 1414-1424.
- Catry T., Alves J.A., Andrade J., Costa H., Dias M.P., Fernandes P., Leal A.I., Lourenço P.M., Martins R.C., Moniz F., Pardal S., Rocha A., Santos C.D., Encarnação V. & Granadeiro J.P. 2011. Long-term declines of wader populations at the Tagus estuary, Portugal: a response to global or local factors? *Bird Conservation International*, 21: 438-453.
- Catry T., Lourenço P.M. & Granadeiro J.P. 2018. Quantifying population size of migrant birds at stopover sites : Combining count data with stopover length

- estimated from stable isotope analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, 9 : 502-512.
- Chaouti A. & Bayed A. 2005. Diversité taxonomique et structure de la macrofaune benthique des substrats meubles de la lagune de Smir. In: Bayed A. & Scapini F. (eds). Ecosystèmes côtiers sensibles de la Méditerranée : cas du littoral de Smir. *Travaux de l'Institut Scientifique, Rabat, série générale*, 4 : 33-42.
- Chassé C. & Glémarec M. 1976. Principes généraux de la classification des fonds pour la cartographie biosédimentaire. *Journal de Recherche Océanographique*, 3 : 7-18.
- Chbicheb A. 1996. Organisation biogéologique d'un bassin paralique : la lagune de Oualidia (côte atlantique marocaine). Thèse Doctorat. Université de Nantes.
- Cherkaoui I. & Lamrani A.M. 2007. Caractérisation ornithologique des habitats naturels de la lagune de Merja Zerga (Maroc). *Ostrich*, 78: 533-540.
- Clarke K.R. & Gorley R.N. 2015. PRIMER v7: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.
- Clavier J. 1984. Distribution verticale de la macrofaune benthique dans un sédiment fin non exondable. *Cahiers de Biologie Marine*, 25:141-152.
- Colwell M.A. & Landrum, S.L. 1993. Non-random shorebirds distribution and fine-scale variation in prey abundance. *The Condor*, 95: 94-103.
- Colwell M.A. 1993. Shorebird community patterns in a seasonally dynamic estuary. *The Condor*, 95, 104-114.
- Colwell M.A. 2010. Shorebird Ecology, Conservation, and Management. University of California Press, Los Angeles.
- Combe M. 1968. Ressources en eau du bassin Drader-Souier et principes de leur mobilisation. Rapport, Ministère des Travaux Publics et des Communications.
- Como S., Rossi F. & Lardicci C. 2004. Response of deposit-feeders to exclusion of epibenthic predators in a Mediterranean intertidal flat. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 303: 157-171.
- Convention Ramsar. 1971. Le texte de la Convention Ramsar sur les zones humides, comme initialement adopté en 1971. http://ramsar.rgis.ch/cda/en/ramsar-documents-texts-convention-on-20708/main/ramsar/1-31-38%5E20708_4000_0
- Cresswell W. 2008. Non-lethal effects of predation in birds. *Ibis*, 150 : 3-17.
- Crick H.Q.P. 2004. The impact of climate change on birds. *Ibis*, 146: 48-56.
- Dakki M., Benhoussa A., Qninba A., Hammada S., Ibn Tatou M. & El Agbani, M.A. 1998. Réserve biologique de Merja Zerga. Cartographie des habitats naturels et

- de la végétation. Conservation et Utilisation Rationnelle des Zones Humides Méditerranéennes. Rapport inédit : AEFCS/MedWet2.
- Dakki M., Qninba A., El Agbani M.A., Benhoussa A. & Beaubrun P.C. 2001. Waders wintering in Morocco: national population estimates, trends and site-assessments. *Wader Study Group Bull*, 96: 47-59.
- Dauer D.M. 1993. Biological criteria, environmental health and estuarine macrobenthic community structure. *Marine pollution bulletin*, 26: 249-257.
- Dauvin J.C. & Ruellet T. 2007. Polychaete/amphipod ratio revisited. *Marine Pollution Bulletin*, 55: 215-224.
- Dauvin J.C. 2007. Paradox of Estuarine Quality: Benthic Indicators and Indices, Consensus or Debate for the Future. *Marine Pollution Bulletin*, 55: 271-281.
- Dauvin J.C., Ruellet T., Desroy N. & Janson A.L., 2007. The ecological quality status of the Bay of Seine and the Seine estuary: use of biotic indices. *Marine Pollution Bulletin*, 55, 241-257.
- Davidson N.C. 2014. How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. *Marine and Freshwater Research*, 65 : 934-941.
- de Groot R., Brander L., van der Ploeg S., Costanza R., Bernard F., Braat L., Christie M., Crossman N., Ghermandi A., Hein L., Hussain S., Kumar P., McVittie A., Portela R., Rodriguez L.C., ten Brink P. & van Beukering P. 2012. Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. *Ecosystem Services*, 1: 50-61.
- Degré D. 2006. Réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon : dynamique et structure spatiale de la macrofaune et des limicoles hivernants. Thèse Doctorat. Université La Rochelle.
- Delany S., Scott D., Dodman T. & Stroud D. 2009. An atlas of wader populations in Africa and Western Eurasia. Wetlands International, Wageningen.
- Dias M.P., Granadeiro J.P., Lecoq M., Santos D.C. & Palmeirim J.M. 2006. Distance to high-tide roosts constrains the use of foraging areas by dunlins : Implications for the management of estuarine wetlands. *Biological conservation*, 131 : 446-452.
- Dias M.P., Granadeiro J.P. & Palmeirim J.M. 2009. Searching behaviour of foraging waders: does feeding success influence their walking? *Animal Behaviour*, 77: 1203-1209.
- Diaz R.J., Solan M. & Valente R.M. 2004. A review of approaches for classifying benthic habitats and evaluating habitat quality. *Journal of Environmental Management*, 73 : 165-181.

- Duijns S., van Gils J.A., Spaans B., Ten Horn J., Brugge M. & Piersma T. 2014. Sex-specific winter distribution in a sexually dimorphic shorebird is explained by resource partitioning. *Ecology and Evolution*, 4: 4009-4018.
- Duijns S., Van Gils J., Smart J. & Piersma T. 2015. Phenotype-limited distributions : Short-billed birds move away during times that prey bury deeply. *Royal Society Open Science*, 2(6) : 150073. 10.1098/rsos.150073
- Durell S.E.A.L.V.D. 2000. Individual feeding specialisation in shorebirds: population consequences and conservation implications. *Biological Reviews*, 75: 503-518.
- Durell S.E.A.L.V.D., Stillman R.A., Caldow R.W.G., McGrorty S., West A.D. & Humphreys J. 2006. Modelling the effect of environmental change on shorebirds : A case study on Poole Harbour, UK. *Biological Conservation*, 131 : 459-473.
- Durou C. 2006. Recherche d'indicateurs de l'état physiologique de l'annélide polychète endogée *Nereis diversicolor* en relation avec la qualité du milieu. Thèse doctorat, Université de Nantes.
- Dutertre M., Hamon D., Chevalier C. & Ehrhold A. 2013. The use of the relationships between environmental factors and benthic macrofaunal distribution in the establishment of a baseline for coastal management. *Journal of Marine Science*, 70 : 294-308.
- El Agbani M.A., Dakki M., Beaubrun P.C. & Thevenot M. 1996. L'hivernage des anatidés (Anatidae) au Maroc (1990-94) : Effectifs et sites d'importance internationale et nationale. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*, 13: 233-249.
- El Agbani M.A. 1997. L'Hivernage des Anatidés au Maroc : principales espèces, zones humides d'importance majeure et propositions de mesures de protection. Thèse doctorat, Université Mohammed V, Rabat.
- Ens B.J., Piersma T., Wolff W.J. & Zwarts L. 1990. Homeward bound: problems waders face when migrating from the banc d'Arguin, Mauritania, to their northern breeding grounds in spring. *Ardea*, 78 : 1-16.
- Ens B.J., Piersma T. & Drent R.H. 1994. The dependence of waders and waterfowl migrating along the east Atlantic flyway on their coastal food supplies : what is the most profitable research programme? *Ophelia Supplement*, 6 : 127-151.
- Ens B.J., Brinkman A.G., Dijkman E.M., Meesters H.W.G., Kersten M., Brenninkmeijer A. & Twisk F. 2005. Modelling the distribution of waders in the Westerschelde. What is the predictive power of abiotic variables? Alterra rapport 1193, Wageningen.
- ESRI. 2011. ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.

- Esselink P. & Zwarts L. 1989. Seasonal trend in burrow depth and tidal variation in feeding activity of *Nereis diversicolor*. *Marine Ecology Progress Series*, 56 : 243-254.
- Evans P.R. 1976. Energy balance and optimal foraging strategies in shorebirds: some implications for their distributions and movements in the non-breeding season. *Ardea*, 64: 117-137.
- Evans P.R. 1979. Adaptations shown by foraging shorebirds to cyclical variations in the activity and availability of their intertidal invertebrate prey. In Naylor E. & Hartnoll R.G. (eds.). *Cyclic phenomena in marine plants and animals*. Pergamon Press, Oxford.
- Fasola M. & Biddau L. 1997. An assemblage of wintering waders in coastal Kenya : activity budget and habitat use. *African Journal of Ecology*, 35 : 339-350.
- Fauchald K. & Jumars P.A. 1979. The diet of worms : a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology*, 17 : 193-284.
- Fennane M. & Ibn Tattou M. 1998. Catalogue des plantes endémiques, rares ou menacées du Maroc. *Bocconeia*, 8 : 5-243.
- Ferreira W.S., Bemvenuti C.E. & Rosa L.C. 2005. Effects of the shorebirds predation on the estuarine macrofauna of the Patos Lagoon, South Brazil. *Thalassas*, 21: 77-82.
- Filgueiras V.L., Campo L.S., Lavrado H.P., Frensel R. & Pollery R. 2007. Vertical distribution of macrobenthic infauna from the shallow sublittoral zone of Admiralty Bay, King George Island, Antarctica. *Polar Biology*, 30: 1439-1447.
- Finn P. 2010. Habitat selection, foraging ecology and conservation of Eastern Curlews on their non-breeding grounds. Thèse doctorat. Université Griffith, Brisbane.
- Flach E. & Heip C. 1996. Vertical distribution of macrozoobenthos within the sediment on the continental slope of the Goban Spur area (NE Atlantic). *Marine Ecology Progress Series*, 141 : 55-66.
- Fonseca V.G., Grade N. & Cancela da Fonseca L. 2004. Patterns of association and habitat use by migrating shorebirds on intertidal mudflats and saltworks on the Tavira estuary, Ria Formosa, southern Portugal. *Wader Study Group Bull*, 105 : 50-55.
- François F., Poggiale J.C., Durbec J.P. & Stora G. 1997. A new approach for the modelling of sediment reworking induced by a macrobenthic community. *Acta Biotheoretica*, 45 : 295-319.
- François F., Gerino M., Stora G., Durbec J.P. & Poggiale J.C. 2002. Functional approach to sediment reworking by gallery-forming macrobenthic organisms : modeling and application with the polychaete *Nereis diversicolor*. *Marine Ecology Progress Series*, 229 : 127-136.

- Fredriksena S., Backera A.D., Boströmb C. & Christiec H. 2010. Infauna from *Zostera marina* L. meadows in Norway. Differences in vegetated and unvegetated areas. *Marine Biology Research*, 6: 189-200.
- Galbraith H., Jones R., Park R., Clough J., Herrod-Julius S., Harrington B. & Page G. 2002. Global climate change and sea level rise : potential losses of intertidal habitat for shorebirds. *Waterbirds*, 25 : 173-183.
- Ganthy F., Sottolichio A. & Verney R. 2013. Seasonal modification of tidal flat sediment dynamics by seagrass meadows of *Zostera noltii* (Bassin d'Arcachon, France). *Journal of Marine Systems*, 109-110: S233-S240.
- Garcia C. 2010. Approche fonctionnelle des communautés benthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la mer du Nord. Thèse doctorat, université de Lille 1.
- Garmendia J.M. & Mora J.M.P.J. 2003. Niveles de penetración de los diferentes grupos macroinfaunales en los sedimentos arenosos sublitorales de la ría de Ares y Betanzos (Galicia) (noroeste de la península Ibérica). *Boletín. Instituto Español De Oceanografía*, 19 : 283-291.
- Gerino M., Frignani M., Mugnai C., Belluci L., Prevedelli D., Valentini A., Castelli A., Delmotte S. & Sauvage S. 2007. Bioturbation in the Venice lagoon: rates and relationship to organisms. *Acta Oecologica*, 32 : 14-25.
- Geroudet P. 1982. Limicoles, Gangas et Pigeons d'Europe. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel.
- Gerritsen A.F.C. & van Heezik Y.M. 1984. Substrate preference and substrate related foraging behaviour in three *Calidris* species. *Netherlands Journal of Zoology*, 35: 671-692.
- Gerritsen A.F.C. & Sevenster J.G. 1985. Foraging behaviour and bill anatomy in sandpipers. *Fortschritte Der Zoologie*, 30: 237-239.
- Gerritsen A.F.C. & Meiboom A. 1986. The role of touch in prey density estimation by *Calidris alba*. *Netherlands Journal of Zoology*, 36: 530-562.
- Gill, R.E., Tibbitts T.L., Douglas D.C., Handel C.M., Mulcahy D.M., Gottschalck J.C., Warnock N., McCaffery B.J., Battley P.F. & Piersma T. 2009. Extreme endurance flights by landbirds crossing the Pacific Ocean: ecological corridor rather than barrier? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276 : 447-457.
- Gill R.E., Douglas D.C., Handel C.M., Tibbitts T.L., Hufford G. & Piersma T. 2014. Hemispheric-scale wind selection facilitates bar-tailed godwit circummigration of the Pacific. *Animal Behaviour*, 90 : 117-130.
- Giménez L., Borthagaray A.I., Rodríguez M., Brazeiro A. & Dimitriadis C. 2005. Scale-dependent patterns of macrofaunal distribution in soft-bottom sediment

- intertidal habitats along a large-scale estuarine gradient. *Helgoland Marine Research*, 59 : 224-236.
- Goberville E., Beaugrand G. & Edwards M. 2014. Synchronous response of marine plankton ecosystems to climate in the Northeast Atlantic and the North Sea. *Journal of Marine Systems*, 129: 189-202.
- Godet L. & Luczak C. 2012. Changements climatiques et limicoles côtiers en hiver. In Triplet P. (eds). Manuel d'étude et de gestion des oiseaux et de leurs habitats en zones côtières. Estuarium, Paroles des Marais Atlantiques.
- Goeij P., Luttikhuisen P.C., van der Meer J. & Piersma T. 2001. Facilitation on an intertidal mudflat: the effect of siphon nipping by flatfish on burying depth of the bivalve *Macoma balthica*. *Oecologia*, 126 : 500-506.
- Gonzalez A., Thompson P., & Loreau M. 2017. Spatial ecological networks: planning for sustainability in the long-term. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 29 : 187-197.
- Goss-Custard J.D. 1975. Beach Feast. *Birds*, September/October : 23-26
- Goss-Custard J.D., Jones R. & Newbery P. 1977. The ecology of the Wash. I. Distribution and diet of wading birds (*Charadrii*). *Journal of Applied Ecology*, 681-700.
- Goss-Custard J.D. 1980. Competition for food and interference among waders. *Ardea*, 68 : 31-52.
- Goss-Custard J.D. 1984. Intake rates and food supply in migrating and wintering shorebirds. In: Burger J. & Olla B.L. (eds). Behaviour of Marine Animals. Plenum Press, New York.
- Goss-Custard J.D., Stillman R.A., West A.D., Caldow R.W.G. & McGrorty S. 2002. Carrying capacity in overwintering migratory birds. *Biological Conservation*, 105 : 27-41.
- Goss-Custard J.D., Stillman R.A., West A.D., Caldow R.W.G., Triplet P., Durell S.E.A.L.V.D. & McGrorty S. 2004. When enough is not enough : shorebirds and shellfishing. *Proceedings of the Royal Society London B*, 274 : 233-237.
- Goss-Custard J.D., West A.D., Yates M.G., Caldow R.W.G., Stillman R.A., Bardsley L., Castilla J., Castro M., Dierschke V., Durell S.E.A.L.V., Eichhorn G., Ens B.J., Exo K.M., Udayangani-Fernando P.U., Ferns P.N., Hockey P.A.R., Gill J.A., Johnstone I., Kalejta-Summers B., Masero J.A., Moreira F., Nagarajan R.V., Owens I.P.F., Pacheco C., Perez-Hurtado A., Rogers D., Scheiffarth G., Sitters H., Sutherland W.J., Triplet P., Worrall D.H., Zharikov Y., Zwartz L. & Pettifor R.A. 2006. Intake rates and the functional response in shorebirds (Charadriiformes) eating macro-invertebrates. *Biological Reviews*, 81 : 501-529.

- Grall J. & Glémarec M. 1997. Using biotic indices to estimate macrobenthic community perturbations in the Bay of Brest. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 44: 43-53.
- Grall J. & Coïc N. 2005. Une synthèse des méthodes d'évaluation de la qualité du macrobenthos en milieu côtier. IFREMER.
- Granadeiro J.P., Dias M.P., Martins R.C. & Palmeirim J.G. 2006. Variation in numbers and behaviour of waders during the intertidal cycle: implications for the use of estuarine sediment flats. *Acta Oecologica*, 29: 293-300.
- Granadeiro J.P., Santos C.D., Dias M.P. & Palmeirim J.M. 2007. Environmental factors drive habitat partitioning in birds feeding in intertidal flats: implications for conservation. *Hydrobiologia*, 587 : 291-302.
- Grant J. 1984. Sediment microtopography and shorebird foraging. *Marine Ecology Progress Series*, 19: 293-296.
- Grichat H. 1997. Contribution à l'étude des principaux prédateurs de la palourde (*Ruditapes decussatus*, Mollusca: Bivalvia) dans la lagune de Moulay Bousselham. Mémoire 3^{ème} cycle. Institut agronomique et vétérinaire Hassan II, Rabat.
- Guerra-García J.M., Corzo J.R. & García-Gómez J.C. 2003. Distribución vertical de la macrofauna en sedimentos contaminados del interior del puerto de Ceuta. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 19 : 105-121.
- Hall S.J., Raffaelli D. & Turrell W.R. 1990. Predator-caging experiments in marine systems : a reexamination of their value. *American Naturalist*, 136 : 357-672.
- Hamer G.L., Heske E.J., Brawn J.D. & Brown P.W. 2006. Migrant shorebird predation on benthic invertebrates along the Illinois River, Illinois. *Wilson Journal of Ornithology*, 118 : 152-163.
- Harrington B.A. 1982. Morphometric variation and habitat use of Semipalmated Sandpipers during a migratory stopover. *Journal of Field Ornithology*, 53: 258-262.
- Harris L., Nel R., Smale M. & Schoeman D. 2011. Swashed away? Storm impacts on sandy beach macrofaunal communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 94 : 210-221.
- Hayman P., Marchant J. & Prater T. 1986. Shorebirds. An identification guide to the waders of the world. Croom Helm, London.
- HCP - Haut Commissariat au Plan. 2014. Population légale des régions, provinces, préfectures, municipalités, arrondissements et communes du royaume. <http://www.hcp.ma/file/166328/>

- Hedenstrom A. 2010. Extreme endurance migration : what is the limit to non-stop flight? *PLoS biology*, 8 (5): e1000362.
- Hiddink J.G., Marijnissen S.A.E., Troost K. & Wolff W.J. 2002. Predation on 0- group and older year classes of the bivalve *Macoma balthica* : interaction of size selection and intertidal distribution of epibenthic predators. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 269 : 223-248.
- Hilton G.M., Ruxton D.R. & Cresswell W. 1999. Choice of foraging area with respect to predation risk in redshanks : the effects of weather and predator activity. *Oikos*, 87 : 295-302.
- Hily C. 1984. Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hypertrophiques de la rade de Brest. Thèse doctorat. Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- Hily C. & Bouteille M. 1999. Modifications of the specific diversity and feeding guilds in an intertidal sediment colonized by an eelgrass meadow (*Zostera marina*) (Brittany, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series III-Sciences de la Vie*, 322 : 1121-1131.
- Hines A.H. & Comtois K.L. 1985. Vertical distribution of infauna in sediments of a subestuary of Central Chesapeake Bay. *Estuaries*, 8 : 296-304.
- Horn S., de la Vega C., Asmus R., Schwemmer P., Enners L., Garthe S. & Asmus H. 2017. Interaction between birds and macrofauna within food webs of six intertidal habitats of the Wadden Sea. *PLoS ONE*, 12 : e0176381.
- Hulberg L.W. & Oliver J.S. 1980. Caging manipulations in marine soft-bottom communities : importance of animal interactions or sedimentary habitat modifications. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 37 : 1130-1139.
- IPCC. 2007. Climate Change : Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment. Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.
- Iwamura T., Fuller R.A. & Possingham H.P. 2014. Optimal Management of a Multispecies Shorebird Flyway under SeaLevel Rise. *Conservation Biology*, 28 : 1710-1720.
- IWSG. 2003. Waders are declining worldwide. Conclusions from the 2003 International Wader Study Group Conference, Cádiz, Spain. *Wader Study Group Bulletin*, 101-102 : 8-12.
- Jaramillo E., Contreras H. & Duarte C. 2007. Community structure of the macroinfauna inhabiting tidal flats characterized by the presence of different species of burrowing bivalves in Southern Chile. *Hydrobiologia*, 580 : 85-96.

- Jardine C.B., Bond A.L., Davidson P.J.A., Butler R.W. & Kuwae T. 2015. Biofilm consumption and variable diet composition of Western Sandpipers (*Calidris mauri*) during migratory stopover. *PLoS ONE* 10 : e0124164.
- Jiménez A., Elner R.W., Favaro C., Rickards K. & Ydenberg R.C. 2015. Intertidal biofilm distribution underpins differential tide-following behavior of two sandpiper species (*Calidris mauri* and *Calidris alpina*) during northward migration. *Estuarine, Coastal & Shelf Science*, 155 : 8-16.
- Johnson R.G. 1967. The vertical distribution of the infauna of a sand flat. *Ecology*, 48: 571-578.
- Josefson A.B. 1989. Do subsurface deposit-feeder partition resources by vertical stratification in the sediment? *Scientia Marina*, 53 : 307-313.
- Joulami L. 2013. Interactions entre les conditions écologiques, le benthos et les communautés des limicoles dans un écosystème côtier du Nord-Ouest de l'Afrique (Lagune de Sidi Moussa, Maroc). Thèse Doctorat. Université Hassan II, Casablanca.
- Junk W.J., An S., Finlayson C.M., Gopal B., Kvet J., Mitchell S.A., Mitsch W.J. & Robarts R.D. 2013. Current state of knowledge regarding the world's wetlands and their future under global climate change : a synthesis. *Aquatic Sciences*, 75 : 151-167.
- Keitt T.H., Bjørnstad O.N., Dixon P.M. & Citron-Pousty S. 2002. Accounting for spatial pattern when modeling organism-environment interactions. *Ecography*, 25 : 616-625.
- Kent A.C. & Day R.W. 1983. Population dynamics of an infaunal polychaete: the effect of predators and an adult-recruit interaction. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 73 : 185-203.
- Kersten M., Piersma T., Smit C. & Zegers P. 1983. Wader migration along the Atlantic coast of Morocco, Marsh 1981. Report Netherlands Morocco Expedition 1981. RIN report 83/20, Texel.
- Kersten M. & Piersma T. 1987. High levels of energy expenditure in shorebirds : metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea*, 75 : 175-187.
- Klaassen R.H.G., Alerstam T., Carlsson P., Fox J.W. & Lindstrom A. 2011. Great Flights by Great Snipes : Long and Fast Non-stop Migration over Benign Habitats. *Biology Letters*, 7 : 833-835.
- Kober K. 2004. Foraging ecology and habitat use of wading birds and shorebirds in the mangrove ecosystem of the Caeté Bay, Northeast Pará, Brazil. Thèse doctorat, Université Bremen.

- Kohler S., Bonnevie B., McQuaid C. & Jaquemet S. 2009. Foraging ecology of an endemic shorebird, the African Black Oystercatcher (*Haematopus moquini*) on the south-east coast of South Africa. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 84: 361-366.
- Kuwae T., Miyoshi E., Sassa S. & Watabe Y. 2010. Foraging mode shift in varying environmental conditions by dunlin *Calidris alpina*. *Marine Ecology Progress Series*, 406: 281-289.
- Lacoste M. 1984. Contribution à l'étude écologique de la lagune de Moulay Bou Selham (Maroc). Thèse Doctorat. Université Paul Sabatier, Toulouse.
- Lank D.B. & Ydenberg R.C. 2003. Death and danger at migratory stopovers : problems with "predation risk". *Journal of Avian Biology*, 34 : 225-228.
- Le Mao P., Pasco P.Y. & Provost S. 2006. Consommation de la macrofaune invertébrée benthique par les oiseaux d'eau en baie du Mont-Saint-Michel. *Alauda*, 74 : 23-36.
- 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. *Journal of Materials and Environmental Science*, 3226-3235.
- Leguerrier D., Niquil N., Boileau N., Rzeznik J., Sauriau P.G., André L. & Bacher C. 2003. Numerical analysis of the food web of an intertidal mudflat ecosystem on the Atlantic coast of France. *Marine Ecology Progress Series*, 246 : 17-37.
- Levin S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73 : 1943-1967.
- Lifjeld J.T. 1984. Prey selection in relation to body size and bill length of five species of waders feeding in the same habitat. *Ornis Scandinavica*, 15: 217-226.
- Lopes R.J., Pardal M.A. & Marques J.C. 2000. Impact of macroalgae blooms and wader predation on intertidal macroinvertebrates – experimental evidence in the Mondego estuary. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 28 : 165-179.
- Lourenço P.M., Silva A., Santos C.D., Miranda A.C., Granadeiro J.P. & Palmeirim J.M. 2008. The energetic importance of night foraging for waders wintering in a temperate estuary. *Acta Oecologica*, 34 : 122-129.
- Lourenço P.M., Catry T., Piersma T. & Granadeiro J.P. 2015. Comparative feeding ecology of shorebirds wintering at Banc d'Arguin, Mauritania. *Estuaries and Coasts*, 39 : 855-865.
- Lourenço P.M., Catry T., Lopes R.J., Piersma T. & Granadeiro J.P. 2017. Invisible trophic links? Quantifying the importance of non-standard food sources for key intertidal avian predators in the Eastern Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, 563 : 219-232.

- Lourenço P.M., Granadeiro J.P. & Catry T. 2018. Low macroinvertebrate biomass suggests limited food availability for shorebird communities in intertidal areas of the Bijagós archipelago (Guinea-Bissau). *Hydrobiologia*, 10.1007/s10750-018-3584-1.
- Luczak C., Menu D. & Rolet C. 2013. A multilevel core sampler device to directly estimate food supply accessible to waders. *Open Journal of Marine Science*, 3 : 52-65.
- Lyons J.E., Baker A.J., González P.M., Aubry Y., Buidin C. & Rochepault Y. 2017. Migration ecology and stopover population size of Red Knots *Calidris canutus rufa* at Mingan Archipelago after exiting the breeding grounds. *Wader Study*, 124 : 197-205.
- Maanan M., Landesman C., Zourarah B., Fattal P. & Sahabi M. 2013. Evaluation of the anthropogenic influx of metal and metalloid contaminants into the Moulay Bousselham lagoon, Morocco, using chemometric methods coupled to geographical information systems. *Environmental science and pollution research international*, 20. 10.1007/s11356-012-1399-6.
- MacKinnon J., Verkuil Y.I. & Murray N. 2012. IUCN situation analysis on East and Southeast Asian intertidal habitats, with particular reference to the Yellow Sea (including the Bohai Sea) (Occasional Paper of the IUCN Species Survival Commission No. 47). IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Martins R.C., Catry T., Santos C.D., Palmeirim J.M. & Granadeiro J.P. 2013. Seasonal variations in the diet and foraging behaviour of Dunlins *Calidris alpina* in a south European estuary : improved feeding conditions for north-ward migrants. *PLoS ONE*, 8: e81174.
- Martín B., Delgado S., de la Cruz A., Tirado S. & Ferrer M. 2015. Effects of human presence on the long-term trends of migrant and resident shorebirds : evidence of local population declines. *Animal Conservation*, 18 : 73-81.
- Masero J.A., Pérez-González M., Basadre M. & Otero-Saavedra M. 1999. Food supply for waders (*Aves: Charadrii*) in an estuarine area of the Bay of Cádiz (SW Iberian Peninsula). *Acta Oecologica*, 24 : 429-434.
- Mathot K.J., Lund D.R. & Elner R.W. 2010. Sediment in stomach contents of Western Sandpipers and Dunlin provide evidence of biofilm feeding. *Waterbirds*, 33 : 300-306.
- McLachlan A. & Brown A.C. 2006. The Ecology of Sandy Shores. Academic Press, Burlington, Massachusetts.
- McLusky D.S. & Elliott M. 2004. The estuarine ecosystem : ecology, threats, and management. Oxford University Press, Oxford.
- Meire P. 1993. Wader populations and macrozoobenthos in a changing estuary : the Oosterschelde (the Netherlands). Thèse doctorat. Université de Gand.

- Mendonça V.M., Raffaelli D.G. & Boyle P.R. 2007. Interactions between shorebirds and benthic invertebrates at Culbin Sands lagoon, NE Scotland : effects of avian predation on their prey community density and structure. *Scientia Marina*, 71 : 579-591.
- Menioui M. & Zine N.E. 1995. Etat des connaissances sur la biodiversité (faune benthique) d'une lagune méditerranéenne : lagune de Nador. Rapports de la CIESM, 34:83.
- Mermillod-Blondin F. & Rosenberg R. 2006. Ecosystem engineering : the impact of bioturbation on biogeochemical processes in marine and freshwater benthic habitats. *Aquatic Sciences*, 68 : 434-442.
- Message S. & Taylor D. 2005. Waders of Europe, Asia and North America. Christopher Helm. A & C Black, London.
- Micael J. & Navedo J.G. 2018. Macrobenthic communities at high southern latitudes : Food supply for longdistance migratory shorebirds. *Austral Ecology*, doi:10.1111/aec.12645.
- Michaud E., Desrosiers G., Mermillod-Blondin F., Sundby B. & Stora G. 2006. The functional group approach to bioturbation : II. The effects of the *Macoma balthica* community on fluxes of nutrients and dissolved organic carbon across the sediment-water interface. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 337 : 178-189.
- Michaud G. & Ferron J. 1990. Prey selection by four shorebird species (*Charadrii*) passing through the Saint Laurent estuary on their south-ward migration. *Canadian Journal of Zoology*, 68 :1154-1162.
- Milsom T.P., Hart J.D., Parkin W.K. & Peel S. 2002. Management of coastal grazing marshes for breeding waders: the importance of surface topography and wetness. *Biological Conservation*, 103: 199-207.
- Mistri M., BorjaA., Aleffi F., Lardicci C., Tagliapietra D. & Munari C. 2018. Assessing the ecological status of Italian lagoons using a biomass-based index. *Marine Pollution Bulletin*, 126 : 600-605.
- Moreira F. 1997. The importance of shorebirds to energy fluxes in a food web of a south European estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 44 : 67-78.
- MOST. 2000. Développement urbain durable en zone côtière. Actes du Séminaire international de l'UNESCO, Mahdia, Tunisie (Juin 1999). Organisation des Nations Unies pour l'éducation, la science et la culture.
- Mouritsen K.N. & Jensen K.T. 1992. Choice of microhabitat in tactile foraging dunlins *Calidris alpina*: the importance of sediment penetrability. *Marine Ecology Progress Series*, 85: 1-8.

- Mucha A.P., Vasconcelos M.T. & Bórdalo A.A. 2004. Vertical distribution of the macrobenthic community and its relationships to trace metals and natural sediment characteristics in the lower Douro estuary, Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 59 : 663-673.
- Muniz P., Pires-Vanin A.M.S. & Venturini N. 2013. Vertical distribution patterns of macrofauna in a subtropical nearshore coastal area affected by urban sewage. *Marine Ecology*, 34 : 233-250.
- Murray N. & Fuller R. 2015. Protecting stopover habitat for migratory shorebirds in East Asia. *Journal of Ornithology*, 156. 10.1007/s10336-015-1225-2.
- Murray N.J., Marra P.P., Fuller R.A., Clemens R.S., DhanjalAdams K., Gosbell K.B., Hassell C.J., Iwamura T., Melville D., Minton C.D., Riegen A.C., Rogers D.I., Woehler E.J. & Studds C.E. 2018. The largescale drivers of population declines in a longdistance migratory shorebird. *Ecography*, 41 : 867-876.
- 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. *Marine Pollution Bulletin*, 55 : 16-29.
- Myers J.P., Williams S.L. & Pitelka F.A. 1980. An experimental analysis of prey availability for sanderlings (*Aves: Scolopacidae*) feeding on sandy beach crustaceans. *Canadian Journal of Zoology*, 58: 1564-1574.
- Nebel S. 2005. Latitudinal clines in bill length and sex ratio in a migratory shorebird: a case of resource partitioning? *Acta Oecologica*, 28: 33-38.
- Nebel S. & Thompson G.J. 2005. Foraging behaviour of western sandpipers changes with sediment temperature: implications for their hemispheric distribution. *Ecological Research*, 20: 503-507.
- Nebel S., Jackson D.L. & Elner R.W. 2005. Functional association of bill morphology and foraging behaviour in calidrid sandpipers. *Animal Biology*, 55: 235-243.
- Nebel S. & Thompson G.J. 2011. The evolution of sexual bill-size dimorphism in shorebirds: a morphometric test of the resource partitioning hypothesis. *Evolutionary Ecology Research*, 13: 35-44.
- Norazlimi N.A. & Ramli R. 2015. The Relationships between morphological characteristics and foraging behavior in four selected species of shorebirds and water birds utilizing tropical mudflats. *Scientific World Journal*, 1-7.
- Norling W., Jeske C.W., Thigpen T.F. & Chadwick P.C. 2012. Estimating shorebird populations during spring stopover in rice fields of the Louisiana and Texas Gulf Coastal Plain. *Waterbirds*, 35: 361-370.
- Norris D.R. 2005. Carry-over effects and habitat quality in migratory populations. *Oikos*, 109: 178-186.

- Ntiamoa-Baidu Y., Piersma T., Wiersma P., Poot M., Battley P. & Gordon C. 1998. Water Depth selection, daily feeding routines and diets of waterbirds in coastal lagoons in Ghana. *The Ibis*, 140: 89-103.
- O'Connor R.J. 1981. Patterns of shorebird feeding. In: Prater A.J. (eds) *Estuary birds of Britain and Ireland*. Poyser, Calton.
- Observatoire des zones humides méditerranéennes. 2012. Biodiversity: Status and trends of species in Mediterranean wetlands (Thematic collection, Special Issue 1). Tour du Valat, France.
- Ogden C., Baldwin J., Bass L., Oron, Browder J., Cook M., & Frederick P., Frezza E., Peter A., Galvez R., Hodgson B., Ann, Meyer D., Kenneth, Oberhofer L., Paul F., Fletcher P., Davis M., Steven & Lorenz J. 2014. Waterbirds as indicators of ecosystem health in the coastal marine habitats of southern Florida : 1. Selection and justification for a suite of indicator species. *Ecological Indicators*, 44 : 148-163.
- Orvain F., Sauriau P.G., Sygut A., Joassard L. & Le Hir P. 2004. Interacting effects of *Hydrobia ulvae* bioturbation and microphytobenthos on the erodibility of mudflat sediments. *Marine Ecology Progress Series*, 278: 205-223.
- Palacio J., Lastra M. & Mora J. 1993. Distribución vertical de la macroinfauna intermareal en la Ensenada de Lourizan (Ría de Pontevedra). *Thalassas*, 9 : 49-62.
- Paul E.A. 2014. *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry*. Academic Press, London.
- Pearson T.H. 1971. Studies on the ecology of the macrobenthic fauna of Lochs Linnhe and Eil, west coast of Scotland. II. Analysis of the macrobenthic fauna by comparison of feeding groups. *Vie et Milieu*, Supplément 22 1: 53-91.
- Pearson T.H. & Rosenberg R. 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 16 : 229-311.
- Pérez-Vargas A.D., Bernal M., Delgadillo C.S., González-Navarro E.F. & Landaeta M.F. 2016. Benthic food distribution as a predictor of the spatial distribution for shorebirds in a wetland of central Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 51 : 147-159.
- Perrins C.M. 2003. *The new encyclopedia of birds*. Oxford University Press, UK.
- Peterson C.H. 1979. Predation, competitive exclusion, and diversity in soft sediment benthic communities of estuaries and lagoons. In: Livingston R.J. (eds) *Ecological Processes in coastal and marine systems*. Plenum Press, New York.
- Philippe A., Pinaud D., Cayatte M.L., Goulevant C., Lachaussée N., Pineau P., Karpytchev M. & Bocher P. 2016. Influence of environmental gradients on the

- distribution of benthic resources available for shorebirds on intertidal mudflats of Yves Bay, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 174. 10.1016/j.ecss.2016.03.013.
- Pienkowski M.W. 1983. Surface activity of some intertidal invertebrates in relation to temperature and the foraging behaviour of their shorebird predators. *Marine Ecology Progress Series*, 11: 141-150.
- Pienkowski M.W. & Evans P.R. 1984. Migratory behavior of shorebirds in the western Palearctic. In: Burger J. & Olla B. (eds). Shorebirds: migration and foraging behavior. Behavior of Marine Animals: current perspectives in research. Plenum Press, New York.
- Piersma T. 1983. Investigations of the benthic macrofauna. In: Kersten M., Piersma T., Smit C. & Zegwrs P. Wader migration along the Atlantic coast of Morocco, March 1981. RIN report 83/20, Texel.
- Piersma T. 1987. Production by intertidal benthic animals and limits to their predation by shorebirds: a heuristic model. *Marine Ecology Progress Series*, 38: 187-196.
- Piersma T., De Goeij P. & Tulp I. 1993a. An evaluation of intertidal feeding habitats from a shorebird perspective: towards relevant comparisons between temperate and tropical mudflats. *Netherlands Journal of Sea Research*, 31: 503-512.
- Piersma T., Hoekstra R., Dekinga A., Koolhaas A., Wolf P., Battley P. & Wiersma P. 1993b. Scale and intensity of intertidal habitat use by knots *Calidris canutus* in the western Wadden Sea in relation to food, friends and foes. *Netherlands Journal of Sea Research*, 31: 331-357.
- Piersma T., Gils J.V., Goeij P. & Meer J.V.D. 1995. Holling's functional response model as a tool to link the food-finding mechanism of a probing shorebird with its spatial distribution. *Journal of Animal Ecology*, 64: 493-504.
- Piersma T., Aelst R.V., Kurk K., Berkhoudt H. & Maas L.R.M. 1998. A new pressure sensory mechanism for prey detection in birds: the use of seabed-dynamic principles? *Proceedings of the Royal Society of London B*, 265: 1377-1383.
- Piersma T. 2002. Energetic bottlenecks and other design constraints in avian annual cycles. *Integrative and Comparative Biology*, 42: 51-67.
- Piersma T. & Lindstrom A. 2004. Migrating shorebirds as integrative sentinels of global environmental change. *Ibis*, 146 : 61-69.
- Piersma T. 2012. What is habitat quality? Dissecting a research portfolio on shorebirds. In: Fuller R. (eds) Birds and habitat: relationships in changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge.
- Piersma T., Lok T., Chen Y., Hassell C., Yang H.Y., Boyle A., Slaymaker M., Chan Y.C., Melville D., Zhang Z.W. & Ma Z. 2016. Simultaneous declines in summer

- survival of three shorebird species signals a flyway at risk. *Journal of Applied Ecology*, 53. 479-490. 10.1111/1365-2664.12582.
- Pinto R., Patricio J., Baeta A., Fath B.D., Neto J.M., Marques J.C. 2009. Review and evaluation of estuarine biotic indices to assess benthic condition. *Ecological indicators*, 9 : 1-25.
- Ponsero A. & Le Mao P. 2011. Estimation de la consommation de la macrofaune invertébrée benthique par les oiseaux d'eau en Baie de Saint-Brieuc (France). *Revue Ecologie (Terre et Vie)*, 66 : 383-397.
- Ponsero A., Sturbois A., Desroy N., Le Mao P., Jones A. & Fournier J. 2016. How do macrobenthic resources concentrate foraging waders in large megatidal sand flats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 178 : 120-128.
- Poznanska-Kakareko M., Budka M., Zbikowski J., Czarnecka M., Kakareko T., Jermacz L. & Kobak J. 2017. Survival and vertical distribution of macroinvertebrates during emersion of sandy substratum in outdoor mésocosmes. *Fundamental and Applied Limnology*, 190 : 29-47.
- Qninba A. 1999. Les Limicoles (*Aves, Charadrii*) du Maroc: synthèse sur l'hivernage à l'échelle nationale et étude phénologique dans le site Ramsar de Merja Zerga. Thèse Doctorat. Université Mohammed V, Rabat.
- Qninba A., Benhoussa A., EL Agbani M.A., Dakki M. & Thevenot M. 2006. Etude phénologique et variabilité interannuelle d'abondance des Charadriidés (*Aves, Charadrii*) dans un site Ramsar du Maroc : la Merja Zerga. *Bulletin de l'Institut Scientifique, section Sciences de la Vie*, 28 : 35-47.
- Qninba A., Dakki M., Benhoussa A. & EL Agbani M.A. 2007. Rôle de la côte Atlantique marocaine dans l'hivernage des limicoles (*Aves, Charadrii*). *Ostrich*, 78 : 489-493.
- Quammen M.L. 1981. Use of exclosures in studies of predation by shorebirds on intertidal mudflats. *Auk*, 98 : 812-817.
- Queirós A.M., Hiddink J.G., Johnson G., Cabral H.N. & Kaiser M.J. 2011. Context dependence of marine ecosystem engineer invasion impacts on benthic ecosystem functioning. *Biological Invasions*, 13 : 1059-1075.
- Quinitino 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. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330 : 368-382.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. URL <http://www.R-project.org>

- Raffaelli D. & Milne H. 1987. An experimental investigation of the effects of shorebird and flatfish predation on estuarine invertebrates. *Estuarine, Coastal & Shelf Science*, 24: 1-13.
- Raffaelli D., Conacher A., McLachlan H. & Emes C. 1989. The role of epibenthic crustacean predators in an estuarine food web. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 28 : 149-160.
- Reading C.F. & Mcgrorty S. 1978. Seasonal variations in the burying depth of *Macoma balthica* (L.) and its accessibility to wading birds. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 6 : 135-144.
- Rehfish M. & Crick H. 2003. Predicting the impact of climatic change on Arctic-breeding waders. *Wader Study Group Bulletin*, 100 : 86-95.
- Rehfish M.M., Insley H. & Swann B. 2003. Fidelity of overwintering shorebirds to roosts on the moray basin, Scotland: implications for predicting impact of habitat loss. *Ardea*, 91: 53-70.
- Reise K. 1985. Tidal flat ecology: an experimental approach to species interactions. Springer Verlag, Berlin.
- Rharbi N. 1990. Essai d'élevage de la Palourde *Ruditapes decussatus* (L.) dans la lagune de Moulay Bouselham (côte atlantique marocaine). Thèse D.E.S. Université Mohammed V, Rabat.
- Robert J.O, 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., Short F.T., Waycott M. & Williams S.L. 2006. A Global Crisis for Seagrass Ecosystems. *BioScience*, 56 : 987-996.
- Rodil I.F., Cividanes S., Lastra M. & Lopez J. 2008. Seasonal variability in the vertical distribution of benthic macrofauna and sedimentary organic matter in an estuarine beach (NW Spain). *Estuaries and Coasts*, 31: 382-395.
- Rogers D., Piersma T. & Hassell C. 2006. Roost availability may constrain shorebird distribution: exploring the energetic costs of roosting and disturbance around a tropical bay. *Biological Conservation*, 133 : 225-235.
- Rolet C., Spilmont N., Ward A. & Luczak C. 2014. Les limicoles hivernants sur le littoral Nord – Pas-de-Calais: vers une typologie d'occupation de l'espace en lien avec les ressources alimentaires. *Le Héron*, 47: 1-22.
- Rolet C. 2015. Les communautés macrozoobenthiques des sédiments meubles intertidaux du littoral Nord - Pas-de-Calais: Structure, relations avec les limicoles hivernants et enjeux de conservation. Thèse doctorat. Université de Lille.

- Rosa L.C. & Bemvenuti C.E. 2006. Seasonal stratification of the estuarine macroinfauna of the Patos lagoon estuary, Southern Brazil. *Thalassas*, 22 :17-23.
- Rosa S., Palmeirim J.M. & Moreira F. 2003. Factors affecting waterbird abundance and species richness in an increasingly urbanized area of the Tagus estuary in Portugal. *Waterbirds*, 26: 226-232.
- Rosa S., Encarnação A.L., Granadeiro J.P. & Palmeirim J.M. 2006. High water roost selection by waders: maximizing feeding opportunities or avoiding predation? *Ibis*, 148: 88- 97.
- Rosa S., Granadeiro J.P., Vinagre C., Franc S., Cabral H.N. & Palmeirim J.M. 2008. Impact of predation on the polychaete *Hediste diversicolor* in estuarine intertidal flats. *Estuarine, Coastal & Shelf Science*, 78: 655-664.
- Rosenberg R. 2001. Marine benthic faunal successional stages and related sedimentary activity. *Scientia Marina*, 62 : 107-119.
- Salas F., Marcos C., Neto J.M., Patricio J., Perez-Ruzafa A. & Marques J.C. 2006. User-friendly guide for using benthic ecological indicators in coastal and marine quality assessment. *Ocean & Coastal Management*, 49: 308-331.
- Salem M.V.A., van der Geest M., Piersma T., Saoud Y. & van Gils J.A. 2014. Seasonal changes in mollusc abundance in a tropical intertidal ecosystem, Banc d'Arguin (Mauritania): testing the 'depletion by shorebirds' hypothesis. *Estuarine, Coastal & Shelf Science*, 136: 26-34.
- Santos C.D., Granadeiro J.P. & Palmeirim J.M. 2005. Feeding ecology of Dunlin *Calidris alpina* in a southern European estuary. *Ardeola*, 52: 235-252.
- Santos C.D., Saraiva S., Palmeirim J.M. & Granadeiro J.P. 2009. How do waders perceive buried prey with patchy distributions? The role of prey density and size of patch. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 372: 43-48.
- Sauriau P.G., Mouret V. & Rincé J.P. 1989. Organisation trophique de la malacofaune benthique non cultivée du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *Oceanologica Acta*, 12: 193-204.
- Scheiffarth G. & Nehls G. 1997. Consumption of benthic fauna by carnivorous birds in the Wadden Sea. *Helgoland Marine Research*, 51: 373-387.
- Schückel U., Victor J., Ludovisi A., Giebels D., Sabine H., Niquil N., Asmus H., Asmus R., Eulaers I., Safi G. & Scharler U. 2018. Use of coastal and estuarine food web models in policy making and management: The need for an entire ecosystem approach List (Sylt). 10.13140/RG.2.2.35173.09440.
- Schwemmer P., Voigt C.C., Corman A.M., Adler S. & Garthe S. 2016. Body mass change and diet switch tracked by stable isotopes indicate time spent at a

- stopover site during autumn migration in dunlins *Calidris alpina alpina*. *Journal of Avian Biology*, 47: 806-814.
- Service d'Information sur les Sites Ramsar. 2018. Annotated List of Wetlands of International Importance. https://rsis.ramsar.org/sites/default/files/rsiswp_search/exports/Ramsar-Sites-annotated-summary-Morocco.pdf?1534849978
- Sewell M. 1996. Detection of the impact of predation by migratory shorebirds: an experimental test in the Fraser River estuary, British Columbia (Canada). *Marine Ecology Progress Series*, 144: 23-40.
- Sfriso A., Birkemeyer T. & Ghetti P.F. 2001. Benthic macrofauna changes in areas of Venice lagoon populated by seagrass or seaweeds. *Marine Environmental Research*, 52: 323-349.
- Simboura N. & Zenetos A. 2002. Benthic indicators to use in Ecological Quality classification of Mediterranean soft bottom marine ecosystems, including a new Biotic Index. *Mediterranean Marine Science*, 3: 77-111.
- Simboura N. & Reizopoulou S. 2007. A comparative approach of assessing ecological status in two coastal areas of Eastern Mediterranean. *Ecological Indicators*, 7: 455-468.
- Smart J. & Gill J. 2003. Climate change and the potential impact on breeding waders in the UK. *Wader Study Group Bulletin*, 100: 80-85.
- Smith C.R. & Kukert H. 1996. Macrobenthic community structure, secondary production, and rates of bioturbation and sedimentation at the Kiine'ohe bay lagoon floor. *Pacific Science*, 50: 211-229.
- Somveille M., Rodrigues A.S. & Manica A. 2015. Why do birds migrate? A macroecological perspective. *Global Ecology and Biogeography*, 24 : 664-674.
- Stillman R.A., Goss-Custard J.D., West A.D., Durell S.E.A.L.V., Caldow R.W.G., McGrorty S. & Clarke R.T. 2000. Predicting mortality in novel environments: tests and sensitivity of a behaviour-based model. *Journal of Applied Ecology*, 37: 564-588.
- Stillman R.A., West A.D., Goss-Custard J.D., Caldow R.W.G., McGrorty S., Durell S.E.A.L.V., Yates M.G., Watkinson P.W., Clark N.A., Bell M.C., Dare P.J. & Mander M. 2003. An individual behaviour-based model can predict shorebird mortality using routinely collected shellfishery data. *Journal of Applied Ecology*, 40: 1090-1101.
- Strauch J.G. & Abele L.G. 1979. Feeding ecology of three species of plovers wintering on the bay of Panama, Central America. *Studies in Avian Biology* 2: 217-230.
- Stroud D.A., Davidson N.C., West R., Scott D.A., Haanstra L., Thorup O., Ganter B. & Delany S. 2004. Status of migratory wader populations in Africa and Western Eurasia in the 1990s. *International Wader Studies*, 15: 1-259.

- Stroud D.A., Baker A., Blanco D.E., Davidson N., Delany S., Ganter B., Gill R., González P., Haanstra L., Morrison R.I.G., Piersma T., Scott D., Thorup O., West R., Wilson J., Zöckler C. 2006. The conservation and population status of the world's waders at the turn of the millennium. In: Boere G.C., Galbraith C. & Stroud D.A. (eds). *Waterbirds around the world*. The Stationery Office, Edinburgh.
- Studds E.C. & Kendall B., Murray N., Wilson H., & Rogers D., Clemens R., Gosbell K., Hassell C., Jessop R., Melville D., Milton A.D., & Minton D.T.C., Possingham H., Riegen, C.A., Straw P., Woehler E. & Fuller R. 2017. Rapid population decline in migratory shorebirds relying on Yellow Sea tidal mudflats as stopover sites. *Nature Communications*, 8 : 1-7.
- Sueur F., Desprez M., Fagot C. & Triplet P. 2003. La baie de Somme: Un site sous-exploité par les oiseaux d'eau. *Alauda*, 71: 49-58.
- Sutherland T.F., Shepherd P.C.F. & Elnor R.W. 2000. Predation on meiofaunal and macrofaunal invertebrates by western sandpipers (*Calidris mauri*): evidence for dual foraging modes. *Marine Biology*, 137: 983-993.
- Sutton-Grier A. & Sandifer P. 2018. Conservation of Wetlands and Other Coastal Ecosystems: a Commentary on their Value to Protect Biodiversity, Reduce Disaster Impacts, and Promote Human Health and Well-Being. Wetlands.
- Swennen C., De Bruijn L.L.M., Duiven P., Leopold M.F. & Marteijn E.C.L. 1983. Differences in bill form of the oystercatcher *Haematopus ostralegus*; a dynamic adaptation to specific foraging techniques. *Journal of Sea Research*, 17: 57-83.
- Tagliapietra D., Pavan M., Wagner C. 1998. Macrobenthic community changes related to eutrophication in Pallude della Rosa (Venetian lagoon, Italy). *Estuarine coastal and Shelf Science*, 47: 217-226.
- TEEB. 2010. The Economics of Ecosystems and Biodiversity: Ecological and Economic Foundations. Edited by Pushpam Kumar. Earthscan, London and Washington.
- Thomas R.J., Szekely T., Powell R.F. & Cuthill I.C. 2006. Eye size, foraging methods and the timing of foraging in shorebirds. *Functional Ecology*, 20: 157-165.
- Thorup K., Tøttrup A.P., Willemoes M., Klaassen R.H.G., Strandberg R., Lomas Vega M., Dasari H.P., Araújo M.B., Wikelski M. & Rahbek C. 2017. Resource tracking within and across continents in long-distance bird migrants. *Sciences Advances*, 3 : e1601360.
- Touhami F., Bazairi H., Badaoui B. & Benhoussa A. 2017a. Vertical distribution of benthic macrofauna in intertidal habitats frequented by shorebirds at Merja Zerga Lagoon. *Thalassas*: <https://doi.org/10.1007/s41208-017-0059-5>
- Touhami F., Bazairi H., Badaoui B. & Benhoussa A. 2017b. The impact of wader predation on benthic macrofauna in Merja Zerga lagoon, Morocco: an enclosure experiment. *Wader Study*, 124: 225-237.

- Touhami F., Bazairi H., Badaoui B., Bouarour O. & Benhoussa A. 2017c. Merja Zerga lagoon: study of the functional structure and bioassessment of the ecological quality of benthic communities. *Journal of Materials & Environmental Sciences*, 8: 4591-4599.
- Touhami F., Bazairi H., Badaoui B., Morabbi A. & Benhoussa A. Structure and spatial organization of macrobenthic fauna of intertidal habitats frequented by wintering shorebirds at Merja Zerga lagoon (Moroccan Ramsar Site). *Cahiers de biologie marine, sous presse*.
- Triplet P., Stillman R.A. & Goss-Custard J.D. 1999. Prey abundance and the strength of interference in a foraging shorebird. *Journal of Animal Ecology*, 68: 254-265.
- Triplet P. 2012. Manuel d'étude et de gestion des oiseaux et de leurs habitats en zones côtières. Syndicat Mixte Baie de Somme, Forum des Marais atlantiques. Aesturia 17.
- Turpie J.K. 1994. Why do plovers have a stereotyped behaviour? *Wader Study Group Bulletin*, 75:39.
- Underwood A.J. 1997. Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. *Cambridge University Press*, Cambridge.
- Valencia B., Herrera L. & Giraldo A. 2014. Estructura de la comunidad y distribución vertical de la macrofauna de fondos blandos en isla Gorgona. *Pacífico Colombiano*, 62 : 169-188.
- van de Kam J., Ens B., Piersma T. & Zwarts L. 2004. Shorebirds-An illustrated behavioural ecology. KNNV, Utrecht.
- van der Meer J., Heip C.H., Herman P.M.J., Moens T. & van Oevelen D. 2005. Measuring the Flow of Energy and Matter in Marine Benthic Animal population. In: Eleftheriou A. & McIntyre A. (eds). Methods for the study of marine benthos. Blackwell Science, Oxford.
- van Gils J.A., Spaans B., Dekinga A. & Piersma T. 2006. Foraging in a tidally structured environment by Red Knots (*Calidris canutus*): Ideal, but not free. *Ecology*, 87: 1189-1202.
- Vanermen N., De Meulenaer B. & Stienen E.W.M. 2006. Literature study: shorebirds and their abiotic environment. Relation between shoal morphology and shorebirds in the Westerschelde estuary. INBO, Brussels.
- Verkuil Y.I., Wijmenga J.J., Hooijmeijer J.C.E.W. & Piersma T. 2010. Spring migration of Ruffs *Philomachus pugnax* in Friesland: estimates of staging duration using resighting data. *Ardea*, 98: 21-33.
- Verkuil Y.I., Karlionova N., Rakhimberdiev E.N., Jukema J., Wijmenga J.J., Hooijmeijer J.C.E.W., Pinchuk P., Wymenga E., Baker A.J. & Piersma T. 2012. Losing a staging area: Eastward redistribution of Afro-Eurasian ruffs is

- associated with deteriorating fuelling conditions along the western flyway. *Biological Conservation*, 149: 51-59.
- Warnock N., Takekawa J.Y. & Bishop M.A. 2004. Migration and stopover strategies of individual Dunlin along the Pacific coast of North America. *Canadian Journal of Zoology*, 82: 1687-1697.
- Warwick R.M. 1986. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthos communities. *Marine Biology*, 92: 557-562.
- Wauchope H.S., Shaw J.D., Varpe Ø., Lappo E.G., Boertmann D., Lanctot, R.B. & Fuller R.A. 2017. Rapid climate-driven loss of breeding habitat for Arctic migratory birds. *Global Change Biology*, 23: 1085-1094.
- West A.D., Goss-Custard J.D., Stillman R.A., Caldow R.W.G., Durell S.E.A.V.D & McGrorty S. 2002. Predicting the impacts of disturbance on shorebird mortality using a behaviour-based model. *Biological Conservation*, 106: 319-328.
- West A., Yates M., McGrorty S. & Stillman R.A. 2007. Predicting site quality for shorebird communities: a case study on the Wash embayment, UK. *Ecological Modelling*, 202: 527-539.
- Wolff W.J. & Michaelis H. 2008. Do shorebirds graze down zoobenthic biomass at the Banc d'Arguin tidal flats in Mauritania? *Estuarine, Coastal & Shelf Science*, 79: 491-495.
- Word J.Q. 1979. The Infaunal Trophic Index. In, Annual Report 1978. Coastal Water Research Project, El Segundo, California.
- Yasue M. 2006. Environmental factors and spatial scale influence shorebirds' responses to human disturbance. *Biological Conservation*, 128: 47-54.
- Yates M.G., Goss-Custard J.D. & Rispin W.E. 1996. Towards predicting the effect of loss of intertidal feeding areas on overwintering shorebirds (Charadrii) and shelduck (*Tadorna tadorna*): Refinements and tests of a model developed for the Wash, east England. *Journal of Applied Ecology*, 33 : 944-954.
- York P., Hyndes G., Bishop M. & Barnes R.S.K. 2018. Faunal Assemblages of Seagrass Ecosystems: Structure, Ecology and Conservation, 10.1007/978-3-319-71354-0_17.
- Ysebaert T., Meininger P.L., Meire P., de Vos K., Berrevoets C.M., Strucker R.C.W. & Kuijken E. 2000. Waterbird communities along the estuarine salinity gradient of the Schelde estuary, NW- Europe. *Biodiversity and conservation*, 9: 1275-1296.
- Ysebaert T. & Herman P.M. 2002. Spatial and temporal variation in benthic macrofauna and relationships with environmental variables in an estuarine, intertidal soft-sediment environment. *Marine Ecology Progress Series*, 244 : 105-124.

- Zenetos A., Chadjianestis I., Lantzouni M., Simboursa M., Sklivagou E., Arvanitakis G. 2004. The Eurobulker oil spill: mid-term changes of some ecosystem indicators. *Marine Pollution Bulletin*, 48 : 122-131.
- Zwarts L. 1981. Habitat selection and competition in wading birds. In: C.J. Smit & W.J. Wolff (eds) *Birds of the Wadden Sea*. A.A. Balkema, Rotterdam.
- Zwarts L. & Esselink P. 1989. Versatility of male curlews *Numenius arquata* preying upon *Neris diversicolor*: deploying contrasting capture modes dependant on prey availability. *Marine Ecology Progress Series*, 56: 255-269.
- Zwarts L., Blomert A.M., Ens B.J., Hupkes R. & Van Spanje T.M. 1990. Why do waders reach high feeding densities on the intertidal flats of the Banc d'Arguin, Mauritania? *Ardea*, 78: 39-52.
- Zwarts L. & Wanink J.H. 1991. The macrobenthos fraction accessible to waders may represent marginal prey. *Oecologia*, 87: 581-587.
- Zwarts L. & Blomert A.M. 1992. Why knot *Calidris canutus* take medium-sized *Macoma balthica* when six prey species are available. *Marine Ecology Progress Series*, 83 : 113-128.
- Zwarts L., Blomert A.M. & Wanink J.M. 1992. Annual and seasonal variation in the food supply harvestable by knot *Calidris canutus* staging in the Wadden Sea in late summer. *Marine Ecology Progress Series*, 83: 129-139.
- Zwarts L. & Wanink J.H. 1993. How the food supply harvestable by waders in the Wadden Sea depends on the variation in energy density, body weight, biomass, burying depth and behaviour of tidal-flat invertebrates. *Netherlands Journal of Sea Research*, 31: 441-476.
- Zweers G.A. 1991a. Pathways and space for evolution of feeding mechanisms in birds. In: E.C. Dudley (eds). *Theunity of evolutionary biology*. Discoroides Press, Portland.
- Zweers G.A. 1991b. Transformation of avian feeding mechanisms: A deductive method. *Acta Biotheoretica*, 39 : 15-36.
- Zweers G.A. & Gerritsen A.F.C. 1997. Transition from pecking to probing mechanisms in waders. *Netherlands Journal of Zoology*, 47: 161-208.