

Variabilité de la croissance de *Donax trunculus* sur le littoral marocain

Bayed A.

in

Lleonart J. (ed.).
Dynamique des populations marines

Zaragoza : CIHEAM
Cahiers Options Méditerranéennes; n. 35

1998
pages 11-23

Article available on line / Article disponible en ligne à l'adresse :

<http://om.ciheam.org/article.php?IDPDF=98606239>

To cite this article / Pour citer cet article

Bayed A. **Variabilité de la croissance de *Donax trunculus* sur le littoral marocain**. In : Lleonart J. (ed.). *Dynamique des populations marines*. Zaragoza : CIHEAM, 1998. p. 11-23 (Cahiers Options Méditerranéennes; n. 35)



<http://www.ciheam.org/>
<http://om.ciheam.org/>

Variabilité de la croissance de *Donax trunculus* sur le littoral marocain

A. Bayed

Université Mohammed V, Institut Scientifique, Département de Zoologie et Ecologie Animale, B.P. 703, Agdal, 10106 Rabat, Maroc

RESUME - L'étude de la croissance du Mollusque Donacidae *Donax trunculus* du littoral marocain entre Tanger et Massa révèle une variabilité entre les sites. Chez les populations à recrutement bimodal accentué, les cohortes restent bien individualisées dans le temps. L'effort de reproduction engagé durant l'été, conjugué ou non avec l'installation du phénomène des remontées d'eaux froides dans ces secteurs, seraient à l'origine de l'apparition d'une strie estivale, en plus de la strie hivernale mise en évidence chez la plupart des populations. De ce fait, les populations d'Asilah et d'Essaouira montrent une longueur maximale (<31 mm) et une longévité (2-3 ans) faibles par rapport aux populations de Tanger, Azemmour et Agadir, dont la longueur maximale (36 mm) et la longévité (4-5 ans) sont supérieures.

Mots-clés : *Donax trunculus*, croissance, variabilité spatio-temporelle, remontées d'eaux froides, Maroc.

SUMMARY - "Growth variability of *Donax trunculus* in the coasts of Morocco". The study of growth of the Donacidae mollusc *Donax trunculus* in the Moroccan coasts, between Tangier and Massa, reveals a variability between the sites. In the populations with marked bimodal recruitment, the cohorts remain well individualized in the time. The effort of reproduction during the summer, either combined or not with the phenomenon of upwelling in these sectors, would be the origin of the appearance of a summer ring, in addition of the winter ring seen in most populations. Due to this fact, the populations of Asilah and Essaouira show a maximum length (<31 mm) and longevity (2-3 years) that are low with regard to the populations of Tangier, Azemmour and Agadir, where the maximum length (36 mm) and longevity (4-5 years) are higher.

Key words: *Donax trunculus*, growth, spatial and temporal variability, upwelling, Morocco.

Introduction

La distribution de *Donax trunculus* comprend la mer Méditerranée et la partie nord-est de l'Atlantique entre la France (Guillou et Le Moal, 1980) et le Sénégal (Fischer *et al.*, 1981). En Atlantique, ce Bivalve occupe essentiellement la partie intertidale des plages alors qu'en Méditerranée, il se cantonne dans la partie superficielle de l'infralittoral (Amouroux, 1974 ; Salas, 1987).

Le présent travail de dynamique des populations s'intègre à l'ensemble des travaux comparables réalisés sur *Donax trunculus* en Méditerranée (Moueza, 1972 ; Amouroux, 1974 ; Moueza et Chessel, 1976 ; Bodoy et Massé, 1978 ; Ansell et Bodoy, 1979 ; Ansell *et al.*, 1980 ; Neuberger-Cywiak *et al.*, 1990 ; Ramón *et al.*, 1995) et en Atlantique (Ansell et Lagardère, 1980 ; Guillou et Le Moal, 1980 ; Bayed et Guillou, 1985 ; Bayed, 1991 ; Guillou et Bayed, 1991). La grande étendue du littoral marocain, la variabilité des conditions hydrologiques et hydrodynamiques qui y règnent et la large gamme de types de plages qu'on y rencontre sont les éléments qui nous ont amené à réaliser cette étude sur la variabilité de la croissance.

Bien qu'il soit présent sur presque l'ensemble des estrans sableux marocains, *D. trunculus* se rencontre principalement sur les plages de sable fin ouvertes directement sur l'océan atlantique. La présence d'un sédiment grossier (sable moyen ou sable grossier) ou d'une barrière rocheuse excluent la présence des *Donax*. Les populations les plus abondantes se rencontrent sur les plages de type dissipatif sans enrichissement en matière organique ; ce sont des plages relativement larges, à pentes subtidale et intertidale faibles et où l'hydrodynamisme est élevé sans toutefois atteindre un seuil limite d'instabilité. Les *Donax* sont des animaux suspensivores qui colonisent les zones de saturation et de résurgence où ils constituent de très grandes biomasses. L'exploitation de ce

Mollusque est limitée sur l'ensemble du littoral marocain et ne concerne que quelques plages où l'abondance est élevée et se trouvant à proximité de grands centres urbains.

Matériel et méthodes

Une première prospection complète du littoral atlantique marocain effectuée en 1983 et 1984, entre Tanger et Tarfaya (Cap Juby), soit sur huit degrés de latitude, a permis de recenser les plages à *Donax*. En tenant compte de l'abondance des populations, six plages ont été retenues pour lesquelles les effectifs recensés peuvent permettre une étude de dynamique des populations. Il s'agit, du nord au sud des plages de Tanger, Asilah, Azemmour, Essaouira, Agadir et Massa (Fig. 1) ; près de 1 000 km séparent les populations de Tanger et de Massa. La présente étude se base sur les résultats déjà obtenus pour la population de la plage de Mehdia suivie mensuellement de janvier 1981 à octobre 1982. Ces résultats concernent les aspects de reproduction (Bayed, 1990) et de recrutement et croissance (Bayed et Guillou, 1985). Sur la base des conclusions issues des ces travaux, il était possible de conduire sur les six plages retenues un échantillonnage temporel guidé permettant à la fois de mesurer l'importance et l'époque des recrutements et de suivre la croissance des différentes cohortes (Table 1).

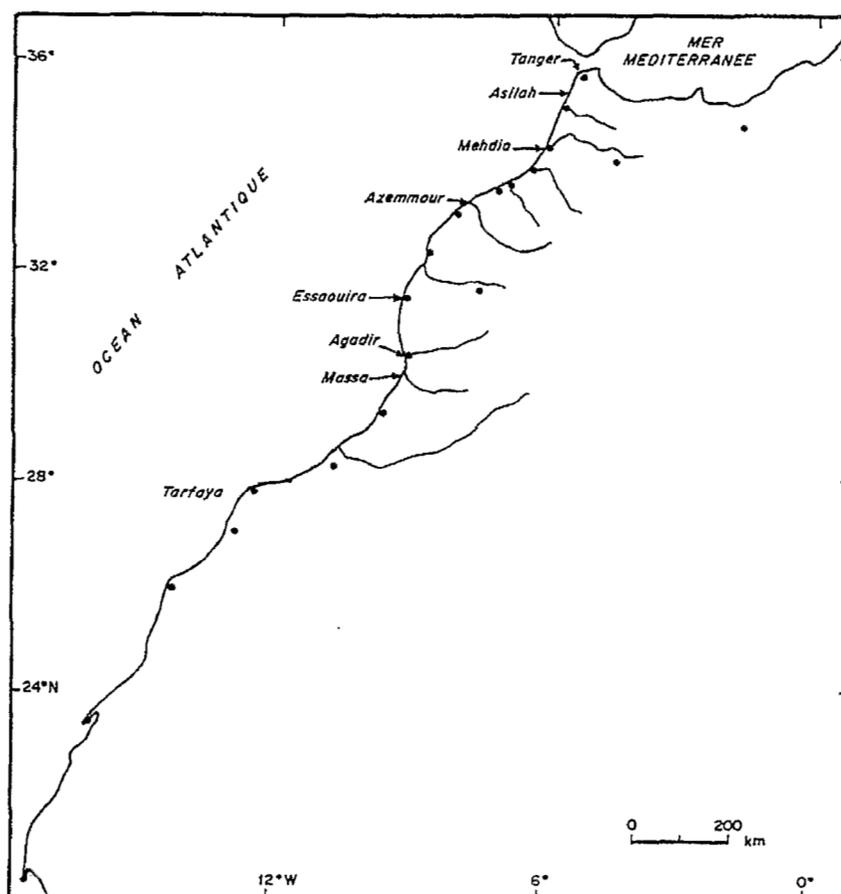


Fig. 1. Localisation géographique des plages à *Donax* retenues dans l'étude (flèches) sur le littoral atlantique du Maroc.

A chaque campagne d'échantillonnage sur les plages, les prélèvements sont effectués à basse mer le long d'une radiale type perpendiculaire au rivage sur laquelle sont positionnées les stations. Le prélèvement unitaire est effectué à la bêche et représente un carré de 25 cm de côté. Un échantillonnage aléatoire de huit prélèvements est réalisé à chaque station, soit 0,5 m² au total. Dans la partie inférieure de l'estran, cette méthode est inappropriée en raison du déferlement constant. La

bêche est remplacée par un carottier de 12 cm de diamètre. Les prélèvements sont tamisés sur maille de 1 mm et fixés au formol à 8%.

Table 1. Dates d'échantillonnage sur les six plages retenues par l'étude

Plages	Dates d'échantillonnage
Tanger	X-86 ; III-89 ; V-89 ; VI-89 ; IX-89
Asilah	X-86 ; III-89 ; V-89 ; VI-89 ; IX-89
Azemmour	X-86 ; V-88 ; X-88 ; V-89 ; X-89
Essaouira	X-86 ; V-88 ; X-88
Agadir	VI-83 ; V-84 ; X-85 ; XII-85 ; I-86 ; IV-86 ; VI-86 ; X-86 ; XI-87
Massa	VI-83 ; V-84 ; X-85 ; XII-85 ; XI-87

Au laboratoire, les individus sont mesurés selon leur longueur antéro-postérieure à l'aide d'un pied à coulisse permettant d'obtenir une précision de 1/20 mm. Pour les individus dont la taille est inférieure à 10 mm, les mesures sont effectuées à l'aide d'une loupe binoculaire avec chambre claire. Dans le but de déterminer les relations biométriques chez *Donax trunculus*, des mesures de la hauteur et de l'épaisseur de la coquille ont été effectuées (Fig. 2).

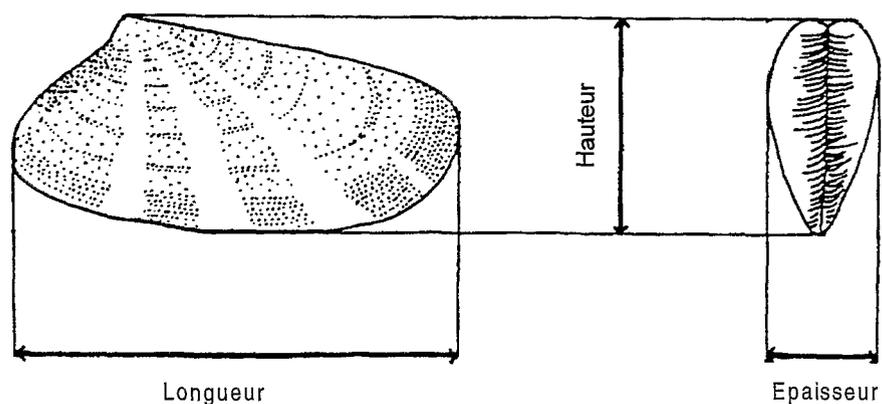


Fig. 2. Mensurations prises sur la coquille de *Donax trunculus* du littoral marocain.

La structure de population à un instant donné, est obtenue à partir de l'histogramme de distribution de fréquence de taille de la longueur antéro-postérieure. L'amplitude des classes de taille utilisée est de 2 mm (Bayed et Guillou, 1985). La structure de population est décomposée, par la suite, à l'aide d'une analyse modale par le biais du programme Normsep (écrit en basic sur PC par Menesguen (1980) utilisant la méthode de Battacharya. Dans la présente étude, nous donnons, à titre d'exemple, les structures de la population obtenues pour la plage d'Agadir.

Le suivi temporel de la structure de population permet d'étudier la croissance. Pour obtenir une relation âge-taille, il faudrait se baser sur un critère d'âge fiable. Chez les Bivalves, les stries déposées sur les coquilles constituent un critère assez souvent utilisé. La prise en compte des stries macroscopiquement bien marquées comme critère d'âge nécessite l'établissement de l'origine de ces arrêts. Bayed et Guillou (1985) ont montré que la population de *D. trunculus* de Mehdia montre, à l'instar des populations européennes atlantiques, des stries de ralentissement de croissance durant la période hivernale. Dans ce cas, seules les stries bien marquées ont été considérées. La prise en compte de la mesure de la taille aux stries permet de compléter l'approche de la croissance de chaque cohorte effectuée à partir des histogrammes de fréquence de taille (Bayed, 1991). Les stries mises en évidence dans la présente étude sont soit hivernales soit estivales : les premières ont été positionnées au 31 janvier et les secondes au 31 juillet. La modélisation de la croissance est

effectuée par rapport à l'équation de von Bertalanffy. L'estimation des paramètres de cette équation a été réalisée à l'aide du programme LFSA (Package of Fish Stock Assessment programs) de la FAO.

Résultats

A cause d'une variabilité, à la fois temporelle et entre les sites, nous débutons cette approche par rappeler les résultats obtenus pour la population de *Donax trunculus* de la plage de Mehdia sur la côte atlantique marocaine entre 1981 et 1982 (Bayed et Guillou, 1985). Ces résultats acquis constituent le support des interprétations formulées pour les populations des autres plages.

A Mehdia, l'étude parallèle de la reproduction et le suivi du recrutement et de la croissance ont permis de préciser plusieurs phénomènes. L'activité de la gonade est étendue de décembre à juillet. La ponte commence à partir du printemps et est relativement continue mais se déroule cependant en deux principales phases : printemps et été ; La phase estivale correspond à la fin de la période de l'activité de la gonade qui se termine par une ponte complète entre juillet et août (Bayed, 1990).

Suite à un fort accroissement estival qui apparaît, surtout durant la première année, on assiste à l'apparition d'un fort ralentissement de la croissance durant la période hivernale. Ce net ralentissement s'étale, à Mehdia, de décembre à mars et se traduit par le dépôt de stries. Leurs études permettent de confirmer que l'origine de la cohorte des recrues du printemps est antérieure à l'hiver précédent. De ce fait, la ponte printanière est à l'origine du recrutement observé sur la plage en automne (septembre/octobre) et celle de l'été a donné naissance à une cohorte mise en évidence sur la plage au printemps suivant. Le recrutement au tamis se réalise alors cinq à six mois plus tard par rapport à la ponte d'origine, la sédentarisation ayant eu lieu dans la zone de plage sous marine non accessible à notre moyen d'échantillonnage. Parmi les plages étudiées, certaines présentent un processus comparable. En revanche, pour le reste des plages, la sédentarisation se fait directement sur l'estran et le recrutement au tamis se fait peu de temps après la ponte avec des tailles beaucoup plus faible, de l'ordre de 4 mm (Bayed, 1991). Compte tenu de ces éléments, nous avons relié l'origine de chaque cohorte à la saison de ponte et non à la période de recrutement au tamis. D'autre part, il a été montré que les populations de *Donax trunculus* dans différentes régions de son aire de distribution montrent un cycle de reproduction comprenant une phase d'activité et une phase de repos de durées comparables (Bayed, 1990). La différence réside seulement dans la date du déclenchement de l'activité gonadique.

Croissance relative

Dans le but de comparer la croissance en longueur par rapport à celle de la hauteur et de l'épaisseur de la coquille chez les populations de *Donax trunculus* étudiées, nous avons recherché les relations qui relient ces trois variables entre elles. Pour cela, nous avons recherché les ajustements en utilisant le modèle $Y = aX^b$ (Fig. 3). Les caractéristiques des régressions obtenues sont portées sur la Table 2.

Croissance absolue

Tanger

Les stries mises en évidence pour chacune des cohortes ont été identifiées à des marques hivernales de ralentissement de la croissance. Les longueurs aux stries respectives ont été positionnées au 31 janvier (Fig. 4). L'étude des stries permet dans ce cas, le calcul rétrospectif de la croissance pour la période antérieure à la mise en place de l'échantillonnage successif. Il y a en principe, un seul recrutement par an originaire d'une ponte printanière ou estivale. Les croissances des différentes cohortes sont comparables et montrent un fort accroissement durant la première année et un fléchissement des courbes qui s'installe entre 20 et 24 mm. Le raccordement des courbes d'origine printanière (cohortes P83, P85, P86 et P87) permet d'obtenir une unique courbe qui est ajustée au modèle de von Bertalanffy (Fig. 5). La cohorte P85 présente une quatrième strie, ce qui laisse penser que la population de Tanger a une longévité de 4-5 ans.

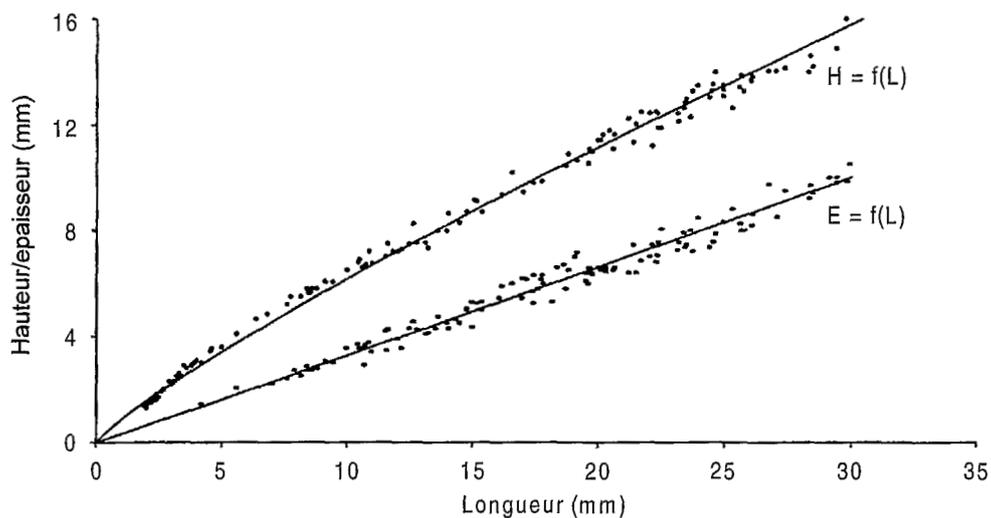


Fig. 3. Régressions reliant, d'une part, hauteur et longueur ($H = f(L)$) et d'autre part, épaisseur et longueur ($E = f(L)$) chez *Donax trunculus* de la côte atlantique marocaine.

Table 2. Equations et caractéristiques des régressions reliant, deux à deux, la longueur, la hauteur et l'épaisseur de la coquille chez *Donax trunculus* de la côte atlantique marocaine

X	Y	Equation	r	Prob.	N
Longueur	Hauteur	$Y = 1,1339 X^{1,1697}$	0,99	<0,001	127
Longueur	Épaisseur	$Y = 3,1414 X^{0,9812}$	0,98	<0,001	124
Hauteur	Épaisseur	$Y = 2,3681 X^{0,8303}$	0,97	<0,001	54

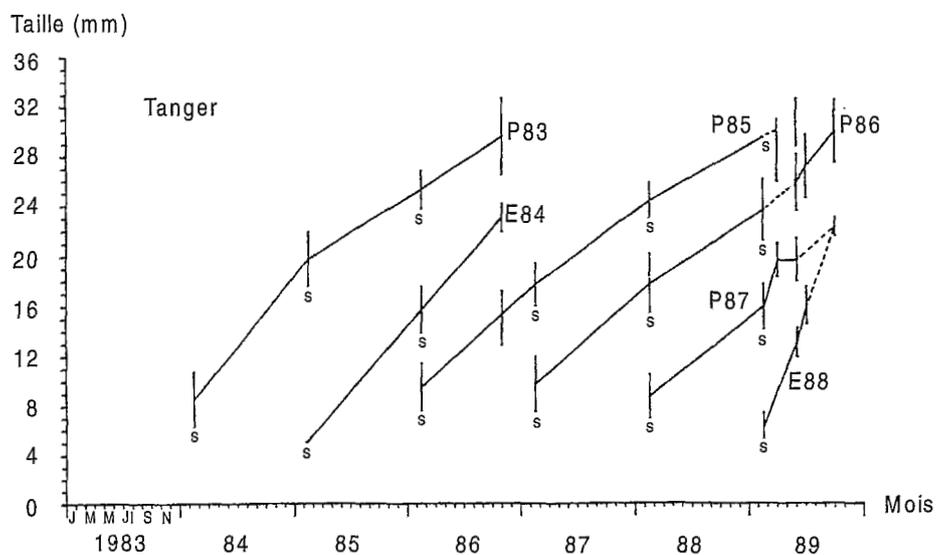


Fig. 4. Croissance des différentes cohortes mise en évidence pour la population de *Tanger*, repérées par leurs saisons et années respectives de recrutement. A chaque valeur est associé son écart-type. s: longueurs obtenues à partir de la mesure des stries hivernales.

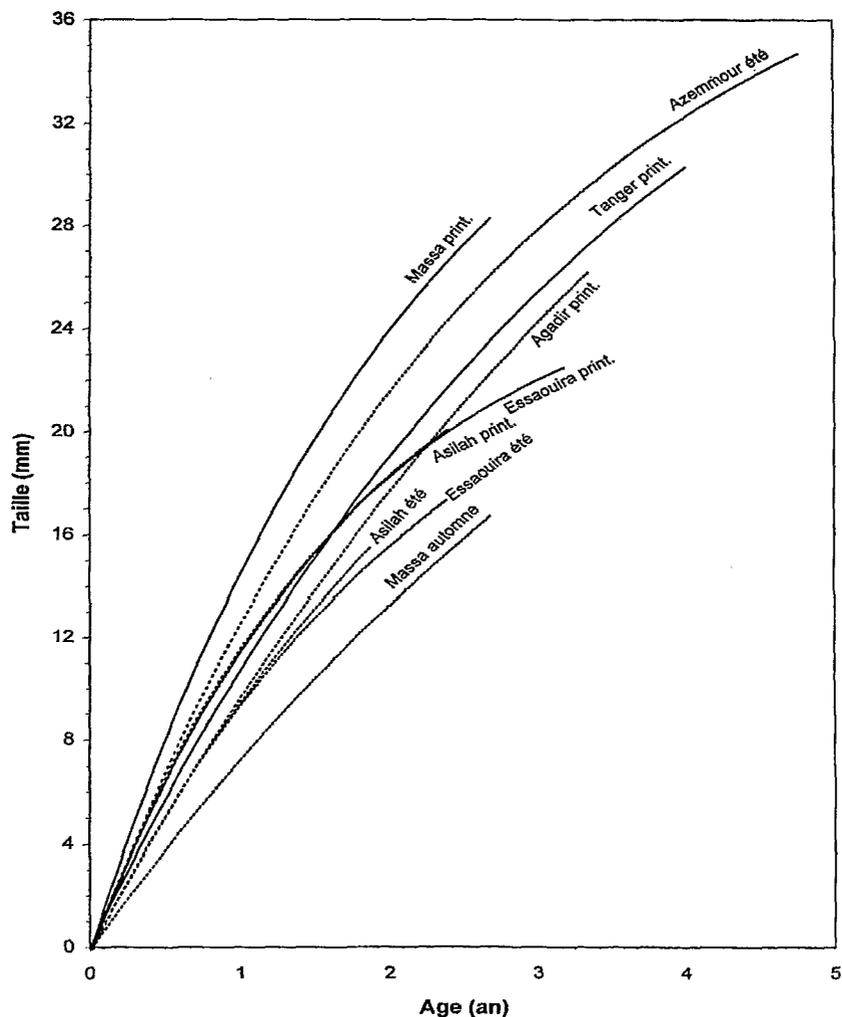


Fig. 5. Courbes de croissance des populations étudiées de *Donax trunculus* obtenues après ajustement au modèle de von Bertalanffy (voir Table 3).

Asilah

Les recrutements à Asilah semblent montrer une sorte d'alternance avec des années à recrutement bimodal en 1985 et 1987 et d'autres à recrutement unimodal en 1986 et 1988. Dans le cas du bimodalisme, les recrutements sont d'origine printanière et estivale avec une croissance soutenue qui permet aux individus d'atteindre une taille de 24 mm entre 18 et 24 mois (Fig. 6). Les observations conduisent à reconsidérer pour la plage d'Asilah les périodes durant lesquelles se réalisent un ralentissement marqué de la croissance. En effet, la considération d'une seule strie hivernale engendrerait une longévité qui devrait théoriquement permettre à la cohorte P86 d'être présente parmi la population échantillonnée en 1989 (Fig. 6), ce qui n'est pas le cas. D'autre part, en octobre 1986, la cohorte P85 montre trois stries et la cohorte E85 présente deux stries qui si elles étaient annuelles donneraient une croissance très faible ce qui va à l'encontre de ce qui est observé en 1989 pour la cohorte A88 ; celle-ci présente deux stries bien marquées, une strie hivernale observée chez les individus échantillonnés successivement en mars, mai et juin 1989 et une strie estivale mise en évidence chez les individus récoltés en septembre 1989. D'ailleurs les échantillonnages successifs réalisés à Asilah en 1989 (Table 2) montrent un ralentissement qui commence à s'amorcer pour les cohortes A88 et E87 à partir de juin. La généralisation de cette constatation à l'ensemble des cohortes ne pose pas de problèmes. Les stries estivales ont été placées au 31 juillet en partant de la localisation d'une strie entre juin et septembre 1989 pour la cohorte A88. Comme pour la plage de Tanger, nous avons positionné les stries hivernales au 31 janvier.

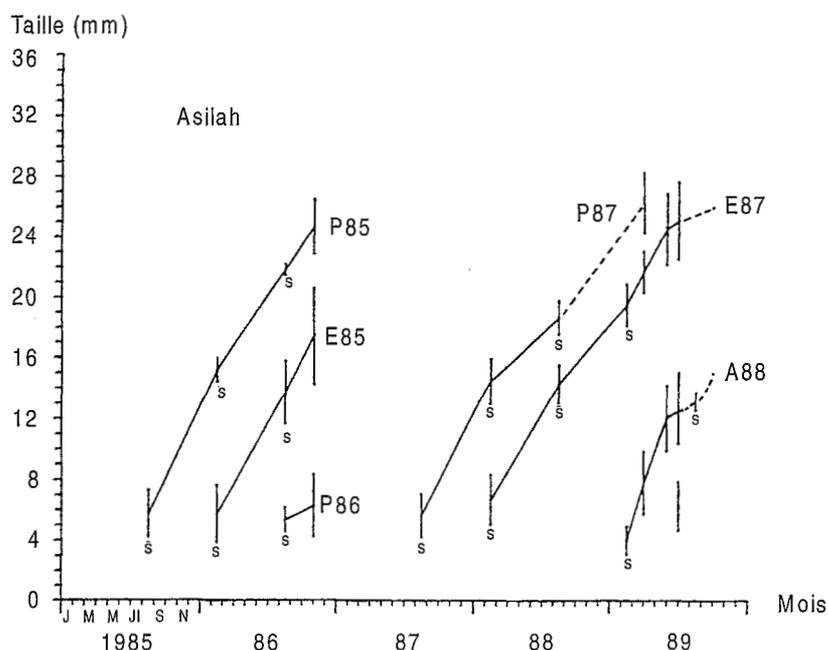


Fig. 6. Croissance des différentes cohortes mise en évidence pour la population d'*Asilah*, repérées par leurs saisons et années respectives de recrutement. s : longueurs obtenues à partir de la mesure des stries hivernales et estivales.

L'analyse globale de la croissance, en tenant compte de deux types de cohortes printanières (cohortes P85, P86 et P87) et estivales (cohortes E85 et E87), a permis de calculer les paramètres de la croissance et tracer les courbes correspondantes. La courbe des cohortes de printemps présente une longueur à l'infini plus faible que celle des cohortes d'été (Fig. 5). La longévité ne semble pas dépasser trois ans.

Azemmour

Les croissances obtenues pour la population d'*Azemmour* montrent combien les cohortes sont espacées dans le temps avec même l'absence de recrutement (ou recrutement déficient) pour 1985 et 1988 (Fig. 7). La croissance est comparable entre les cohortes et peu de différences semblent affecter le taux d'accroissement en fonction de l'âge. Les cohortes estivales étant mieux représentées, elles seront prises en compte pour le calcul des paramètres de la croissance. (Table 3, Fig. 5). La longévité est de 4-5 ans.

Essaouira

La variabilité du recrutement observée pour les populations précédemment citées est mise en évidence aussi sur la plage d'*Essaouira*. Ainsi, on observe deux recrutements en 1985 et 1987 (printemps et automne) et un seul au printemps 1986 (Fig. 8). L'analyse des histogrammes de fréquences de taille (cf. Bayed, 1991) et des stries pour les individus de chaque cohorte, nous a amené à identifier deux ralentissements annuels de la croissance. Le dépôt de stries, entre mai et octobre 1988, en particulier, chez les individus des cohortes P87 et A87 et l'accroissement de leurs tailles respectives durant cette période, nous a incité à positionner ce ralentissement au 31 juillet. A l'instar des autres populations, nous avons positionné la strie hivernale au 31 janvier.

L'analyse de la croissance moyenne des cohortes de printemps (cohortes P85, P86, P87 et P88) et d'automne (cohortes A85, A87) a été effectuée. Les valeurs de L_{∞} calculées (entre 26,82 et 26,98 mm), confirment la faible valeur de la longueur maximale observée (27,10 mm) par rapport aux autres populations atlantiques marocaines. Les courbes de croissance des deux types de cohortes sont comparables. La longévité ne dépasse jamais trois ans (Fig. 5).

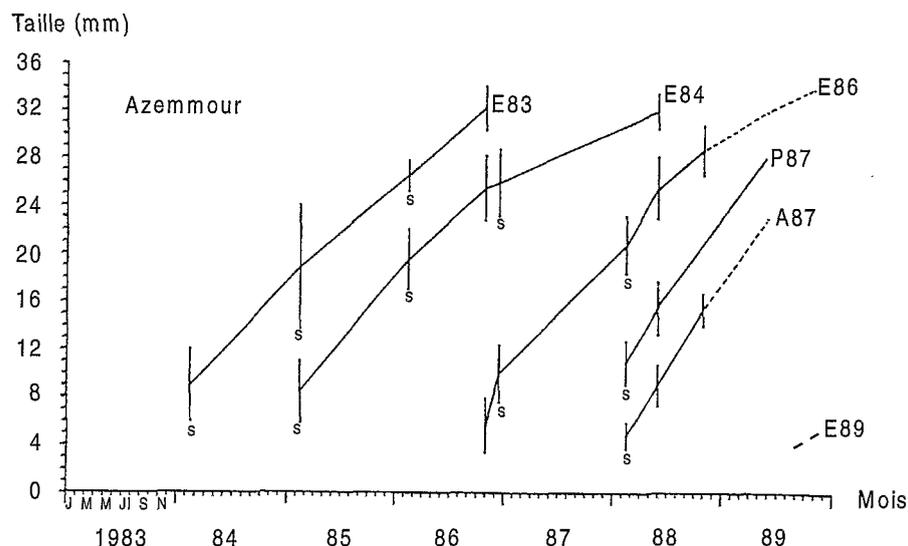


Fig. 7. Croissance des différentes cohortes mise en évidence pour la population d'*Azemmour*, repérées par leurs saisons et années respectives de recrutement. s : longueurs obtenues à partir de la mesure des stries hivernales.

Table 3. Analyse comparée des paramètres de croissance calculés à partir du modèle de von Bertalanffy

Plage	L_{\max} observée (mm)	Cohorte considérée	Paramètres de l'équation de von Bertalanffy		
			L_{∞}	k	t_0
Tanger	35,60	Printemps	46,92	0,260	0,172
Asilah	30,75	Printemps	27,79	0,540	0,584
		Été	32,87	0,345	0,395
Azemmour	36,00	Été	42,53	0,357	0,356
Essaouira	27,10	Printemps	26,98	0,567	0,662
		Été	26,82	0,439	0,568
Agadir	35,40	Printemps	53,90	0,200	0,349
Massa	32,25	Printemps	40,50	0,449	0,265
		Automne	40,48	0,216	0,604

Agadir

Du suivi effectué entre 1983 et 1987, sept cohortes ont été identifiées à partir de la succession des structures démographiques obtenues pour chaque campagne et analyse modale (Fig. 9). Un à deux recrutements par an sont notés (Fig. 10). Les recrutements estivaux étant les plus régulièrement observés, leurs cohortes respectives seront retenues pour la modélisation de la croissance à Agadir. D'autre part, aucune cohorte ne semble présenter une quatrième strie ; la longévité est donc de 3-4 ans.

Massa

Au niveau de la plage de Massa, il existe une variabilité inter-annuelle dans le nombre de recrutements par an (Fig. 11). Il a été mis en évidence un seul recrutement en 1982 (P82), 1984

(E84), 1985 (P85) et 1987 (E87), et deux recrutements en 1983 (P83 et E83) et 1986 (P86 et E86). La détermination des stries s'est avérée difficile et n'a concerné qu'un nombre limité d'individus.

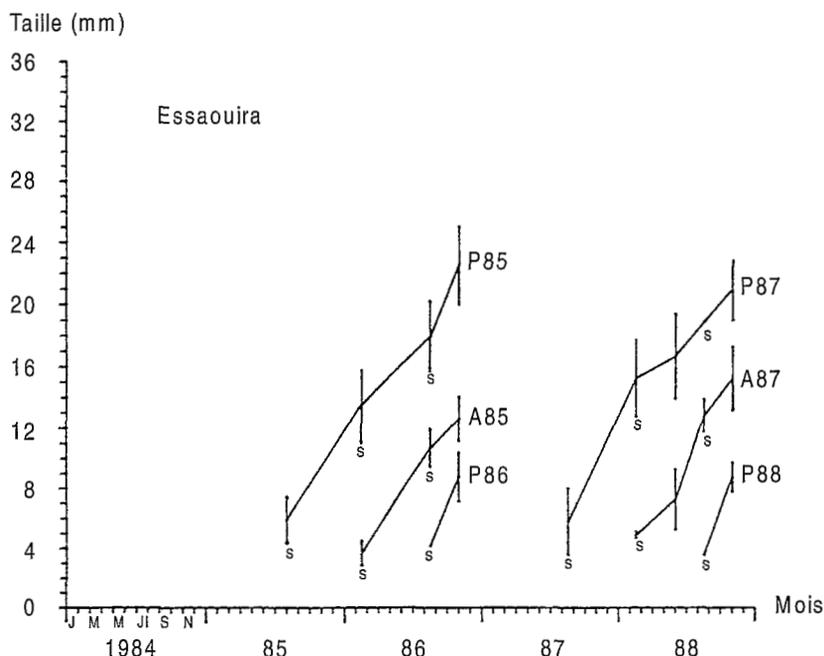


Fig. 8. Croissance des différentes cohortes mise en évidence pour la population d'Essaouira, repérées par leurs saisons et années respectives de recrutement. s : longueurs obtenues à partir de la mesure des stries hivernales et estivales.

Discussion

A la lumière des résultats obtenus, une grande variabilité des paramètres de la croissance caractérise les populations de *Donax trunculus* de l'Atlantique marocain. L'originalité de ces populations, c'est qu'elles offrent, à une échelle relativement petite comparée à l'aire de distribution de l'espèce, la possibilité d'étudier un ensemble de paramètres qui influent directement ou indirectement sur le déroulement de la croissance.

Il a été mis en évidence un ralentissement ou arrêt de croissance pendant la période hivernale se traduisant par des stries. Ces stries plus ou moins marquées, ont été mises en évidence chez l'ensemble des populations avec cependant une difficulté de lecture pour les individus provenant de Massa, la plus septentrionale des populations étudiées, pour laquelle une lecture fiable n'a concerné que peu d'individus.

D'autres stries de type estivales ont été notées pour les populations d'Asilah et Essaouira. Ce ralentissement estival n'a pas été mis en évidence chez les autres populations même celles pour lesquelles l'échantillonnage dans le temps a été rapproché. A la plage de Mehdia, par exemple, la population de *Donax trunculus* suivie sur près de deux ans avec une fréquence mensuelle (Bayed et Guillou, 1985) n'a pas montré de ralentissement de la croissance en été. En revanche, cette population marque un arrêt hivernal (décembre-mars) qui s'accompagne d'une strie bien marquée.

A Essaouira, l'hydroclimat qui règne dans ce secteur de la côte est dominé par la circulation des vents alizés qui sont à l'origine des remontées d'eaux froides connues sous le nom d'upwellings. Ces remontées s'installent habituellement à partir du printemps, se renforcent en été et diminuent à partir de l'automne. Sur le plan climatique, cela se traduit durant la période estivale, par des températures minimales rehaussées (14,5°C) et des températures maximales diminuées (19,8°C) par rapport à des zones proches où le phénomène d'upwelling ne se manifeste pas. A Safi et Agadir, localités situées respectivement au nord et au sud d'Essaouira, le profil thermique et les valeurs de température sont

différents : respectivement 12,7°C et 13,2°C pour les températures moyennes minimales et 23,1°C et 23,4°C pour les moyennes maximales. D'autre part, l'amplitude thermique moyenne calculée à Essaouira est relativement réduite et ne dépasse pas 5,5°C, alors qu'à Safi et Agadir les amplitudes moyennes respectives sont de 10,4°C et 10,2°C. L'indice d'upwelling, qui traduit l'importance du phénomène par région (Bayed, 1991 ; Guillou et Bayed, 1991), est le plus élevé de tout le secteur de l'étude. A la lumière de ces données, il paraît qu'à Essaouira l'abaissement de la température durant la période estivale, d'une part, et l'effort de reproduction fourni en fin de cycle, d'autre part, seraient à l'origine du ralentissement, voire l'arrêt de croissance de la coquille qui se traduit par l'apparition de stries bien identifiées et aisément mesurables.

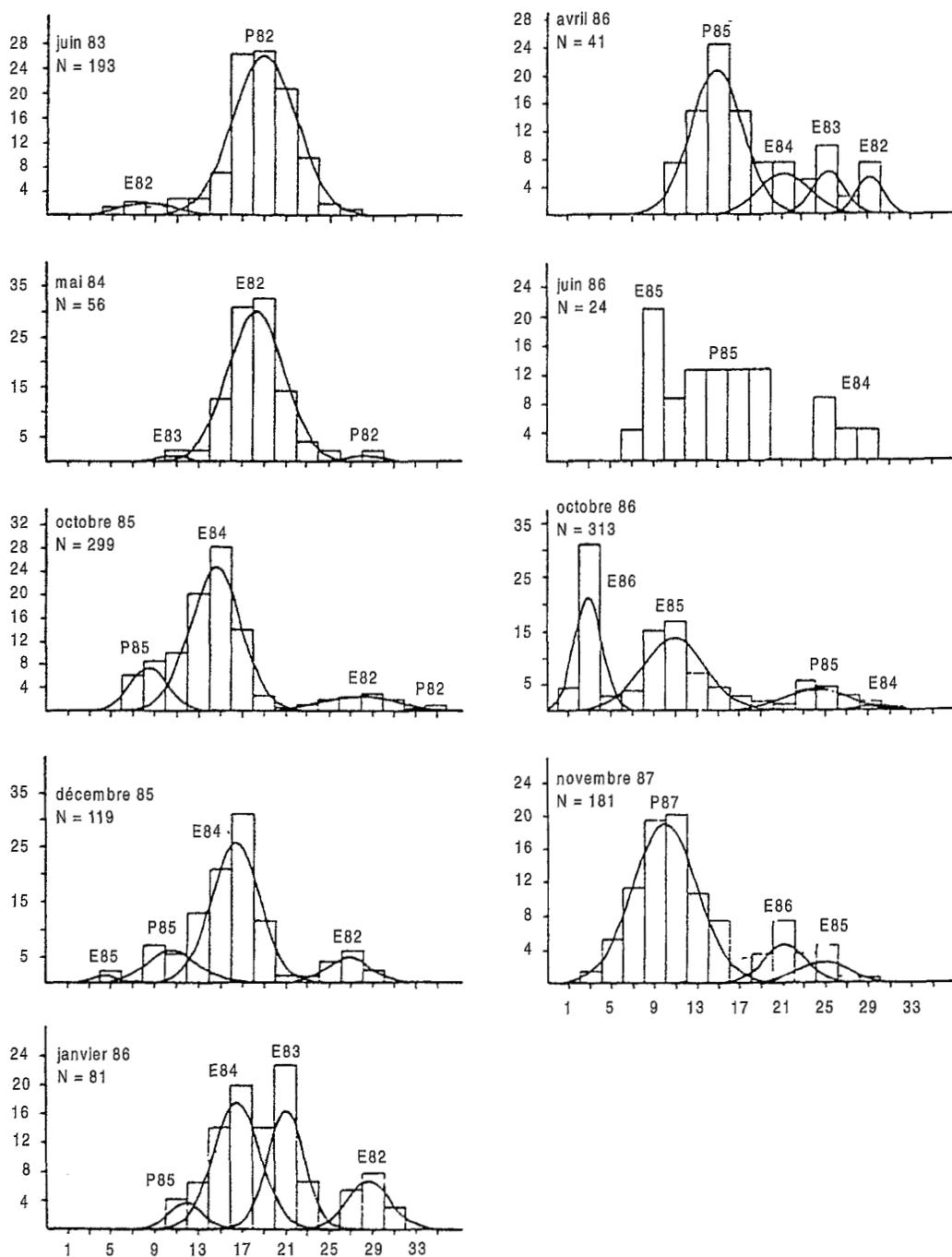


Fig. 9. Histogrammes de fréquence de taille (longueur antéro-postérieure) de *Donax trunculus* à la plage d'Agadir avec décompositions modales. Chaque cohorte est identifiée par la saison et l'année de son origine.

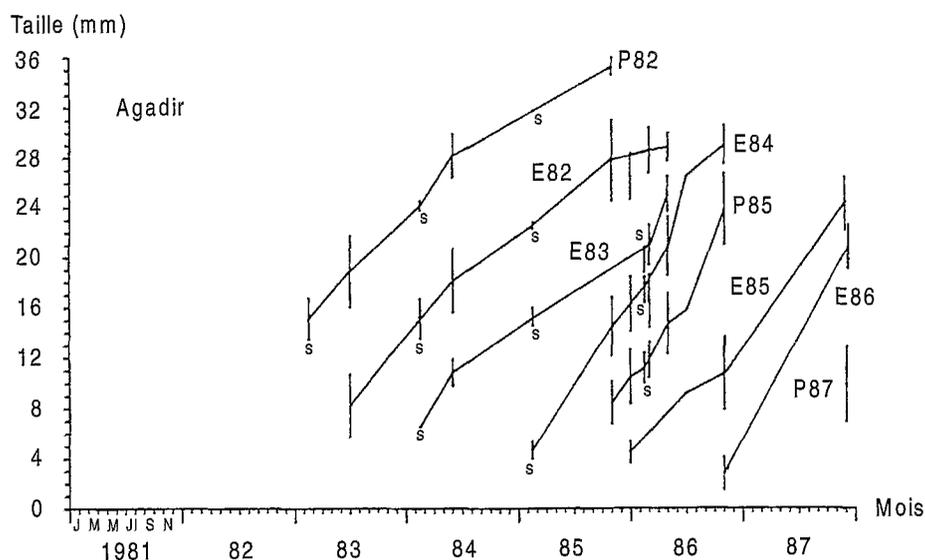


Fig. 10. Croissance des différentes cohortes mise en évidence pour la population d'Agadir, repérées par leurs saisons et années respectives de recrutement. s : longueurs obtenues à partir de la mesure des stries hivernales.

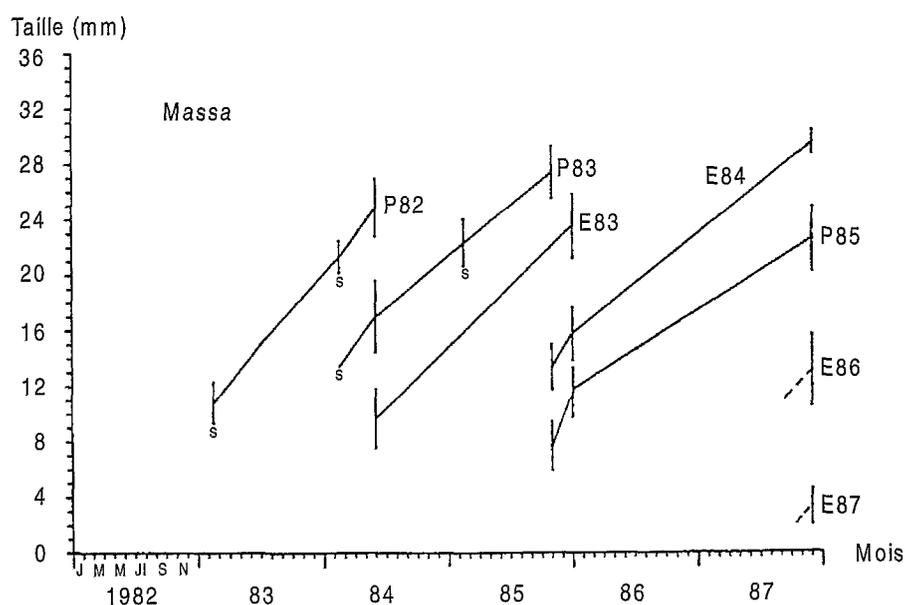


Fig. 11. Croissance des différentes cohortes mise en évidence pour la population de Massa, repérées par leurs saisons et années respectives de recrutement. s : longueurs obtenues à partir de la mesure des stries hivernales.

Dans la région d'Asilah, un "upwelling" de faible intensité a été signalé par Furnestin (1959). Aucune étude postérieure n'a permis d'étudier davantage cette remontée localisée, notamment sa variabilité temporelle, mais son effet sur la croissance n'est pas à écarter bien que l'indice d'upwelling ne soit pas plus élevé par rapport à Tanger et Mehdià (sites se trouvant respectivement au nord et au sud d'Asilah). La réduction des apports nutritifs durant la période estivale et la mobilisation des réserves en faveur de la phase finale de la reproduction conduiraient à un ralentissement de la croissance. Les sites de Tanger, Mehdià, Azemmour, Agadir et Massa dont les populations ne montrent pas de stries estivales sont proches d'embouchures d'oueds (cours d'eau) qui doivent

permettre l'installation locale d'une production primaire continue en enrichissant le milieu en éléments nutritifs ; ce qui permet de répondre à la grande demande énergétique de la fin du cycle reproducteur sans ralentir la croissance.

La Figure 5 montre que les plus forts taux d'accroissement et les plus faibles longueurs maximales observées et calculées (L_{∞}), sont notés chez les populations d'Asilah et d'Essaouira (Table 3). Chez les autres populations, le taux d'accroissement est moins fort mais continu avec une durée de vie plus étendue. Les longévités maximales, entre 4 et 5 ans, sont observées à Agadir, Tanger et Azemmour. Les longévités les plus courtes (inférieures à 3 ans) s'observent à Asilah et Essaouira, ce qui expliquerait que les longueurs maximales observées y soient les plus faibles avec des taux d'accroissement comparables. A la plage de Massa, la croissance est comparable à celle d'Agadir, Tanger et Azemmour avec cependant une longévité moins étendue, entre 2 et 3 ans.

La variabilité entre populations est encore renforcée par la variabilité des modalités de recrutement ce qui fait qu'il est possible de distinguer pour une même population, entre cohortes printanières, d'une part, et cohortes estivales ou automnales, d'autre part ; on parle dans ce cas d'un recrutement annuel bimodal. Ce type de stratégie est développé par les populations d'Asilah, Essaouira, Massa et dans une moindre mesure Agadir. Pour les trois premières plages, la croissance des deux types de cohortes est différente, ce qui nous a amené à calculer les paramètres de croissance pour ces deux courbes (Table 3).

Outre la variabilité inter-sites, il existe une variabilité inter-annuelle pour un même site. De telles modifications influent d'une manière notable sur la biomasse et la production, car *D. trunculus* domine largement ce type d'écosystèmes.

En comparant les populations atlantiques de *Donax trunculus* avec leurs homologues méditerranéennes, il en ressort que ces dernières peuvent montrer des stries d'arrêt de croissance, leur longévité de 2-3 ans, la longueur maximale observée est de 40 mm sur la côte espagnole de Valence (Ramón *et al.*, 1995) et 36 mm sur les côtes françaises (Bodoy et Massé, 1978) et algériennes (Moueza, 1972). Les populations atlantiques européennes montrent des stries, ont une longévité de 5 ans et leurs longueurs maximales observées sont de 45 mm à leur limite nord de distribution (Guillou et Le Moal, 1980) et 40 mm plus au sud (Ansell et Lagardère, 1980). Au Maroc, les populations étudiées se rangent avec leurs homologues de l'Atlantique en présentant des stries bien marquées. Pour les autres aspects liés à la croissance, les populations marocaines montrent des similitudes et des différences avec l'un et l'autre des deux contingents. Ainsi, les populations d'Asilah et Essaouira montrent des longévités (2-3 ans) comparables aux populations méditerranéennes, mais en diffèrent par des longueurs maximales observées assez faibles. D'ailleurs ces longueurs ne dépassent jamais 36 mm au Maroc. D'autre part, les populations de Tanger, Azemmour et Agadir ont des longévités qui les rapprochent des populations atlantiques européennes, mais présentent des longueurs maximales observées plus faibles. La position médiane des côtes marocaines par rapport à l'aire de répartition atlantique de *Donax trunculus* entre la France et le Sénégal et la variabilité des conditions hydroclimatiques doivent jouer un rôle dans la différenciation des paramètres de croissance entre populations.

Références

- Amouroux, J.M. (1974). Etude des peuplements infralittoraux de la côte du Roussillon. III. Variations spatiales et saisonnières. *Vie Milieu*, 24(2-B) : 321-354.
- Ansell, A.D. (1972). Distribution, rate of growth and seasonal biochemical cycle of the bivalve *Donax vittatus* Kames Bay, Millports. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 10 : 137-150.
- Ansell, A.D. et Bodoy, A. (1979). Comparison of events in the seasonal cycle for *Donax vittatus* and *D. trunculus*. Dans : *Cyclic phenomena in marine plants and animals*, Proc. 13^{ème} Europ. mar. Biol. Symp., Naylor, E. et Hartno, R.G. (eds). Pergamon Press, Oxford et New York, pp. 191-198.
- Ansell, A.D., Frenkiel, L. et Moueza, M. (1980). Seasonal changes in tissue weight and biochemical composition for the Bivalve *Donax trunculus* L. on the Algerian Coast. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 45 : 105-116.

- Ansell, A.D. et Lagardère, F. (1980). Observations on the biology of *Donax trunculus* and *D. vittatus* at Ile d'Oléron (French Atlantic Coast). *Mar. Biol.*, 57 : 287-300.
- Bayed, A. (1990). Reproduction de *Donax trunculus* sur la côte atlantique marocaine. *Cah. Biol. mar.*, 31 : 159-169.
- Bayed, A. (1991). *Etude écologique des écosystèmes de plages de sable fin de la côte atlantique marocaine : Modèles de zonation, Biotypologie, Dynamique de populations*. Thèse Doctorat d'Etat, Univ. Mohammed V, Rabat, p. 229.
- Bayed, A. et Guillou, J. (1985). Contribution à l'étude des populations du genre *Donax* : La population de *D. trunculus* L. (Mollusca, Bivalvia) de Mehdiya (Maroc). *Annal. Inst. Océanogr.*, 61(2) : 139-147.
- Bodoy, A. et Massé, H. (1978). Quelques paramètres permettant de suivre la production organique d'un Mollusque bivalve au cours d'un cycle saisonnier. *Publ. sci. tech. CNEXO, Actes colloq.*, 7 : 753-766.
- Fischer, W., Bianchi, G. et Scott, W.B. (eds) (1981). *Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Atlantique centre-est ; zones de pêche 34, 47 (en partie)*. Canada Fonds de Dépôt, Ottawa, Ministère des Pêcheries et Océans Canada, en accord avec la FAO, Vol. 6 (Bivalves).
- Furnestin, J. (1959). L'hydrologie du Maroc Atlantique de 1949 à 1953. *Trav. Inst. Sci. Tech. Pêches marit.*, 23(1) : 5-77.
- Guillou, J. et Bayed, A. (1991). Contraintes du milieu sur les populations de *Donax trunculus* L. et *D. venustus* Poli du littoral atlantique marocain. *Oceanologica acta*, 14(3) : 291-298.
- Guillou, J. et Le Moal, Y. (1980). Aspects de la dynamique des populations de *Donax trunculus* et *D. vittatus* en baie de Douarnenez. *Annal. Inst. océanogr.*, Paris, 56 : 55-64.
- Menesguen, A. (1980). *La macrofaune benthique de la baie de Concarneau : Peuplements, Dynamique de populations, Prédation exercée par les poissons*. Thèse Doctorat 3^{ème} cycle, Université de Bretagne Occidentale, Brest, p. 127.
- Moueza, M. (1972.) Contribution à l'étude de la biologie de *Donax trunculus* L. (Mollusque Lamellibranche) dans l'Algérois : la croissance. *Pelagos*, 4 : 25-35.
- Moueza, M. et Chessel, D. (1976). Contribution à l'étude de la biologie de *Donax trunculus* L. (Mollusque Lamellibranche) dans l'Algérois : analyse statistique de la dispersion le long d'une plage en baie de Bou-Ismaïl, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 21 : 211-221.
- Neuberger-Cywiak, L., Achituv, Y. et Mizrahi, L. (1990). The ecology of *Donax trunculus* Linnaeus and *Donax semistriatus* Poli from the Mediterranean coast of Israel. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 134 : 203-220.
- Ramón, M., Abello, P. et Richardson, C.A. (1995). Population structure and growth of *Donax trunculus* (Bivalvia : Donacidae) in the western Mediterranean. *Mar. Biol.*, 121 : 665-671.
- Salas, C. (1987). Ecología de los Donacidae (Mollusca, Bivalvia) de la Bahía de Málaga (SE de España). *Inv. Pesq.*, 51(1) : 67-77.